

Ποσοτική και Ποιοτική  
Περιγραφή Νευροηλεκτρικών  
Φαινομένων

## Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα χλωρίου

---

- ⊙ Τα ιόντα χλωρίου βρίσκονται σε πολύ μεγαλύτερη πυκνότητα στο εξωτερικό παρά στο εσωτερικό του κυττάρου, με αποτέλεσμα να εμφανίζεται “παθητικό” ρεύμα εισόδου τους στο κύτταρο.
- ⊙ Τα αρνητικά φορτισμένα ιόντα  $\text{Cl}^-$  απωθούνται από το εσωτερικό του κυττάρου (αρνητικά φορτισμένο) και έλκονται προς το εσωτερικό (θετικά φορτισμένο), με αποτέλεσμα να υπάρχει ένα δεύτερο ρεύμα ιόντων  $\text{Cl}^-$  λόγω “ηλεκτρικής” πλέον βαθμίδας από το εσωτερικό προς το εξωτερικό.

## Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα χλωρίου

---

- ◎ Εφαρμόζοντας την εξίσωση **Nernst**, βρίσκουμε ότι η τιμή της διαφοράς δυναμικού που υπολογίζεται θεωρητικά για την κατάσταση ηρεμίας αντιστοιχεί στην τιμή που μετράται πειραματικά στα κύτταρα (περίπου  $-70 \text{ mV}$ ).
- ◎ Δεν υπάρχει άλλος μηχανισμός ρύθμισης της μετακίνησης του  $\text{Cl}^-$  μέσω της μεμβράνης, παρά μόνο των 2 ρευμάτων κίνησης λόγω διάχυσης και ηλεκτρικού πεδίου.

## Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα Καλίου

---

- ⊙ Τα ιόντα  $K^+$ , σύμφωνα με τη βαθμίδα των συγκεντρώσεών τους, τείνουν να κινηθούν προς το εξωτερικό του κυττάρου.
- ⊙ Η βαθμίδα του ηλεκτρικού πεδίου της μεμβράνης τείνει να συγκρατήσει τα θετικά φορτισμένα ιόντα.
- ⊙ Στα ιόντα  $K^+$  οι δυνάμεις που προέρχονται από την ηλεκτρική βαθμίδα είναι αντίθετες προς αυτές που προέρχονται από τη βαθμίδα των συγκεντρώσεων (χημική βαθμίδα).

## Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα Καλίου

---

- ⊙ Από τον τύπο του **Nernst** υπολογίζεται ότι η διαφορά δυναμικού για το ιόν  $\text{K}^+$  είναι  $-85.3 \text{ mV}$ .
- ⊙ Η τιμή αυτή δείχνει ότι αν το δυναμικό της μεμβράνης γίνει  $-85.3 \text{ mV}$ , τότε οι ηλεκτρικές δυνάμεις που δρουν στα ιόντα  $\text{K}^+$  θα αντισταθμίζουν ακριβώς τις δυνάμεις που προέρχονται από τη βαθμίδα των συγκεντρώσεων των ιόντων  $\text{K}^+$ , με αποτέλεσμα η ηλεκτροχημική βαθμίδα θα είναι μηδέν.

## Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα Καλίου

---

- ⊙ Στον άξονα του κινητικού νευρώνα της γάτας το δυναμικό μεμβράνης είναι  $-70 \text{ mV}$  σε κατάσταση ηρεμίας.
- ⊙ Η βαθμίδα των συγκεντρώσεων είναι μεγαλύτερη από το δυναμικό της μεμβράνης περίπου κατά  $15.3 \text{ mV}$ .
- ⊙ Επομένως, τα ιόντα  $\text{K}^+$  βρίσκονται υπό την επίδραση μιας “τελικής” κινητήριας δύναμης που τείνει να τα μεταφέρει έξω από το κύτταρο.
- ⊙ Η τελική κινητήρια δύναμη είναι ανάλογη προς  $V_m - \Delta_K$

# Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα Καλίου

---

- ◉ Η ύπαρξη συνεχούς ροής ιόντων  $K^+$  μέσα από την ήρεμη μεμβράνη επιβεβαιώθηκε με τη χρήση ραδιενεργού ισοτόπου του  $K^+$  και διαπιστώθηκε ότι οι μεμβράνες των νευρώνων είναι πράγματι διαπερατές στα ιόντα  $K^+$ .
- ◉ Θα πρέπει να υπάρχει μία συνεχής απώλεια ιόντων  $K^+$  από το εσωτερικό του κυττάρου.
- ◉ Ωστόσο, διατηρείται σταθερή η βαθμίδα συγκεντρώσεων μεταξύ του εσωτερικού και του εξωτερικού του κυττάρου σε κατάσταση ηρεμίας.
- ◉ Για να ερμηνευθεί αυτό, θα πρέπει να υποτεθεί ότι υπάρχει ένα σύστημα που μπορεί να αντικαθιστά τα ιόντα  $K^+$  που χάνονται παθητικά, αντλώντας άλλα ιόντα  $K^+$  ξανά μέσα στο κύτταρο.

# Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα Καλίου

---

- ⊙ Μια τέτοια διαδικασία απαιτεί ενέργεια, εφόσον μεταφέρει ιόντα  $K^+$  ενάντια στην ηλεκτροχημική βαθμίδα που επικρατεί.
- ⊙ Στην περίπτωση αυτή θεωρούμε ότι πραγματοποιείται μία ενεργός μεταφορά ιόντων  $K^+$  προς το εσωτερικό του κυττάρου, με κατανάλωση ενέργειας στη μορφή τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP).
- ⊙ Για τον έλεγχο μιας τέτοιας υπόθεσης, χρησιμοποιήθηκαν ουσίες που εμποδίζουν την παραγωγή ATP, έτσι ώστε να μην υπάρχει διαθέσιμη ενέργεια για την ενεργό μεταφορά ιόντων  $K^+$  μέσα στο κύτταρο.
- ⊙ Όταν χρησιμοποιούνται οι αναστολείς αυτοί, εμποδίζεται η είσοδος του  $K^+$  στο κύτταρο ενώ δεν επηρεάζεται η παθητική έξοδός του.



## Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα νατρίου

---

- ⊙ Η συγκέντρωση των ιόντων  $\text{Na}^+$  είναι πού μεγαλύτερη στο εξωτερικό απ' ότι στο εσωτερικό του κυττάρου.
- ⊙ Επομένως, υπάρχει μία βαθμίδα λόγω συγκεντρώσεων που τείνει να μετακινήσει τα ιόντα  $\text{Na}^+$  από το εσωτερικό του κυττάρου προς το εξωτερικό.
- ⊙ Στα κινητονεύρα της γάτας η βαθμίδα λόγω συγκεντρώσεων για τα ιόντα  $\text{Na}^+$  είναι ίση με 59.4 mV.

## Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα νατρίου

---

- ⊙ Ταυτόχρονα όμως υπάρχει και το δυναμικό της μεμβράνης που τείνει να μεταφέρει τα θετικά ιόντα στο εσωτερικό του κυττάρου.
- ⊙ Επομένως, η “τελική” κινητήρια δύναμη που επενεργεί πάνω στα ιόντα  $\text{Na}^+$  θα δίνεται από τη σχέση:

$$V_m - \Delta_{\text{Na}} = -70 - 59.4 = -129.4 \quad \text{mV}$$

- ⊙ Άρα, τα ιόντα  $\text{Na}^+$  βρίσκονται υπό την επίδραση ενός ηλεκτρικού πεδίου με τάση  $-129.4 \text{ mV}$  που τα “ωθεί” να μπουν στο κύτταρο.

## Η διαπερατότητα της μεμβράνης στα ιόντα νατρίου

---

- ◉ Με τον τρόπο αυτό, η συγκέντρωση του  $\text{Na}^+$  μέσα στο κύτταρο θα αυξανόταν συνεχώς.
- ◉ Αφού δε συμβαίνει κάτι τέτοιο, θα πρέπει να υπάρχει ένας μηχανισμός που να μεταφέρει τα ιόντα  $\text{Na}^+$  από το εσωτερικό του κυττάρου στο εξωτερικό του.
- ◉ Έχει αποδειχθεί, με τη χρήση ουσιών που παρεμποδίζουν τη μεταβολική παραγωγή **ΑΤΡ**, η ύπαρξη ενός μηχανισμού ενεργού μεταφοράς των ιόντων  $\text{Na}^+$  από το εσωτερικό προς το εξωτερικό.

## Αντλία ανταλλαγής $\text{Na}^+ - \text{K}^+$

---

- ⊙ Υπάρχουν ενδείξεις ότι οι μηχανισμοί της ενεργού μεταφοράς των ιόντων  $\text{K}^+$  και των ιόντων  $\text{Na}^+$  συνυπάρχουν σαν αντλία ανταλλαγής ιόντων  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ , η οποία βρίσκεται στη μεμβράνη του άξονα.
- ⊙ Η αντλία είναι ηλεκτρογενετική, δηλαδή είναι υπεύθυνη:
  1. είτε για σταθερή μεταφορά θετικών φορτίων έξω από το κύτταρο
  2. είτε για άνιση ανταλλαγή ιόντων  $\text{Na}^+ : \text{K}^+$
- ⊙ Η πιο συνηθισμένη περίπτωση είναι η ανταλλαγή 3 ιόντων,  $\text{Na}^+$  με 2 ιόντα  $\text{K}^+$ .

## Μεταβολές των ιόντων κατά τη διάρκεια του δυναμικού δράσης

---

- ◎ Η σπουδαιότερη μεταβολή των ιόντων κατά τη διάρκεια της εκπόλωσης της μεμβράνης είναι η εμφάνιση αυξημένης διαπερατότητας σε ιόντα  $\text{Na}^+$
- ◎ Μία μικρή εκπόλωση της μεμβράνης εξουδετερώνεται γρήγορα με αυξημένη έξοδο ιόντων  $\text{K}^+$  και είσοδο ιόντων  $\text{Cl}^-$ .
- ◎ Όταν η εκπόλωση είναι μικρού βαθμού (μέχρι  $7 \text{ mV}$ ) δεν υπάρχει μεταβολή της διαπερατότητας της μεμβράνης στα ιόντα  $\text{Na}^+$ .

## Μεταβολές των ιόντων κατά τη διάρκεια του δυναμικού δράσης

---

- ⊙ Όταν η μεταβολή είναι μέτρια (7-15 mV) μπορούν τα ιόντα  $\text{Na}^+$  να διέρχονται μέσω της μεμβράνης με μεγαλύτερη ευχέρεια.
- ⊙ Αποτέλεσμα της μεταβολής είναι η αυξημένη είσοδος ιόντων  $\text{Na}^+$  μέσα στο κύτταρο και επομένως έχουμε μια μικρή αύξηση της υπάρχουσας εκπόλωσης.
- ⊙ Η μικρή αύξηση αντιστοιχεί στην τοπική “αντίδραση”.

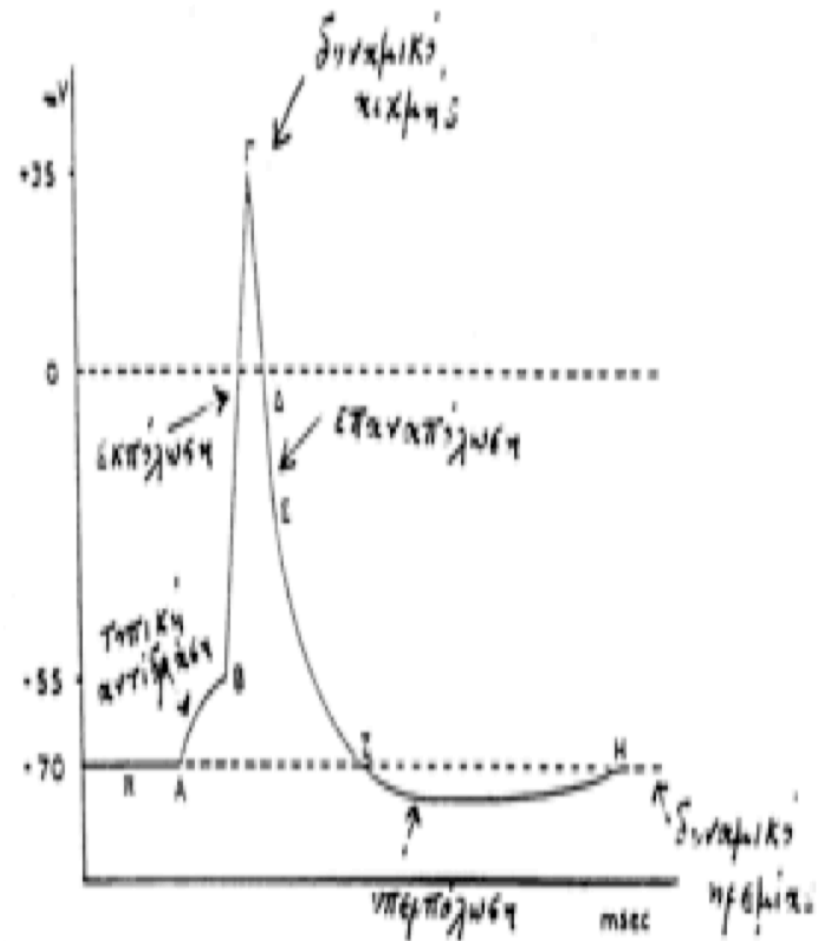
## Μεταβολές των ιόντων κατά τη διάρκεια του δυναμικού δράσης

---

- ⊙ Αν η εκπόλωση δε φθάσει το επίπεδο του κρίσιμου δυναμικού ο μηχανισμός επαναπόλωσης υπερισχύει και η πόλωση της μεμβράνης επανέρχεται στην τιμή του δυναμικού ηρεμίας.
- ⊙ Το κρίσιμο δυναμικό αντιστοιχεί στο βαθμό εκπόλωσης ( γύρω στα 15 mV) ο οποίος δεν μπορεί να εξισορροπηθεί από τις δυνάμεις επαναπόλωσης.
- ⊙ Η εκπόλωση που δημιουργείται με τον τρόπο αυτό αυξάνει το βαθμό διαπερατότητας στα ιόντα  $\text{Na}^+$ .

# Μεταβολές των ιόντων κατά τη διάρκεια του δυναμικού δράσης

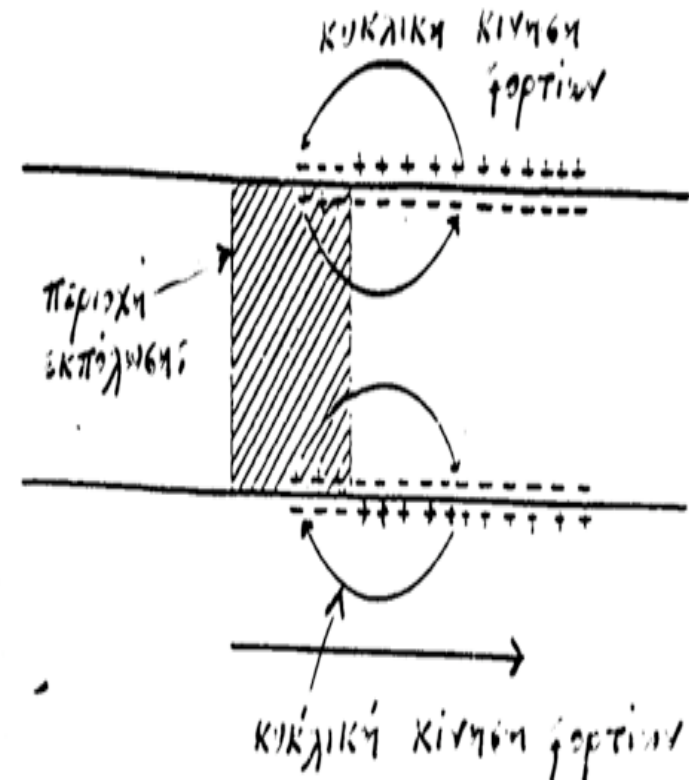
- Σαν αποτέλεσμα της διαδικασίας αυτής έχουμε τη θετικοποίηση του εσωτερικού του κυττάρου και την εμφάνιση του δυναμικού δράσης (ή αιχμής).
- Η είσοδος των ιόντων  $\text{Na}^+$  σταματάει σιγά-σιγά μέχρι που οι δυνάμεις επαναπόλωσης αρχίζουν να υπερισχύουν και πάλι.
- Η όλη διαδικασία προχωράει στην αντίθετη κατεύθυνση, δηλ. στην επαναπόλωση της μεμβράνης και την επαναφορά της στην τιμή του δυναμικού ηρεμίας.





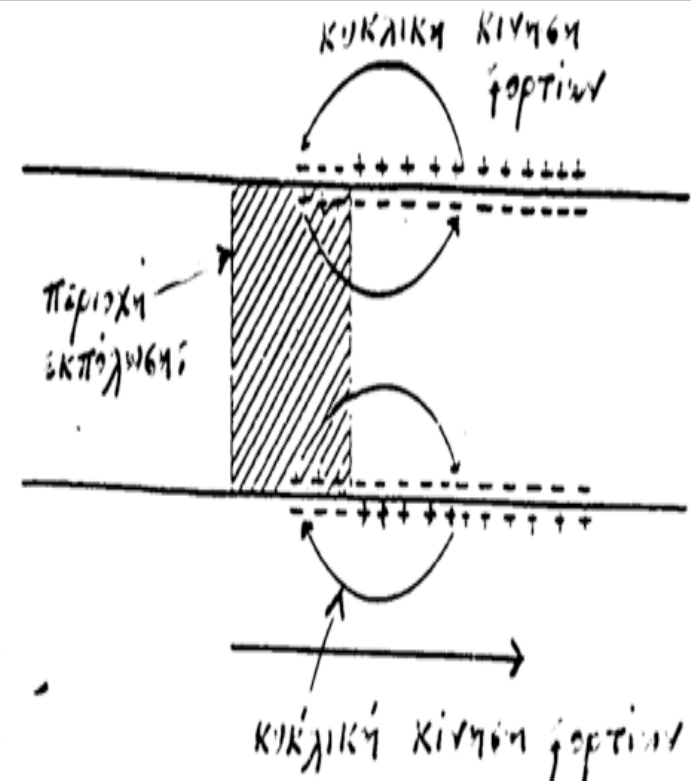
# Μετάδοση του νευρικού Παλμού

- ◉ Το δυναμικό δράσης μεταδίδεται κατά μήκος της μεμβράνης του νευρικού άξονα με σταθερή ταχύτητα.
- ◉ Από το θετικά φορτισμένο εσωτερικό της μεμβράνης στη θέση διέγερσης ρέουν θετικά φορτία προς το διπλανό αρνητικά φορτισμένο τμήμα και “αντίθετο” ρεύμα ρέει στην εξωτερική πλευρά της μεμβράνης από τη θετική περιοχή στην αρνητική περιοχή που βρίσκεται σε κατάσταση διέγερσης.



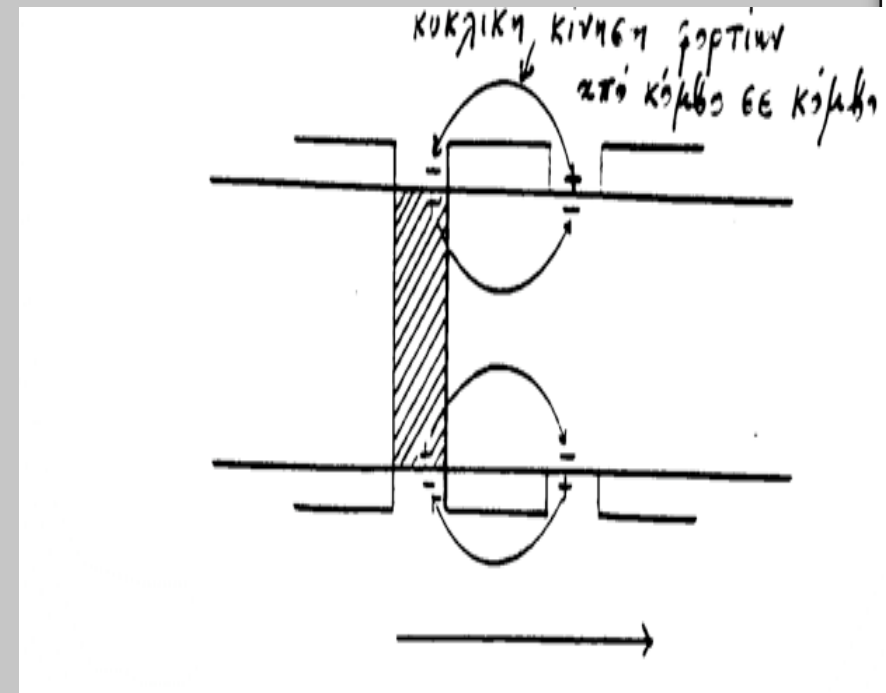
# Μετάδοση του νευρικού Παλμού

- ◉ Αποτέλεσμα της κυκλικής αυτής μετακίνησης των φορτίων είναι η ελάττωση της διαφοράς δυναμικού μεταξύ του εσωτερικού και του εξωτερικού της μεμβράνης στην περιοχή που συνορεύει με τη θέση που βρίσκεται σε κατάσταση διέγερσης.
- ◉ Κάτω από φυσιολογικές συνθήκες η εκπόλωση αυτή φθάνει το επίπεδο του κρίσιμου δυναμικού.
- ◉ Δημιουργείται στη θέση αυτή ένα νέο δυναμικό δράσης, το οποίο εκπολώνει με τον ίδιο μηχανισμό που περιγράφηκε ένα περαιτέρω διπλανό τμήμα του νευρικού άξονα κ.ο.κ.



# Μετάδοση του νευρικού παλμού

- Η μετάδοση αυτή επεκτείνεται κατά μήκος του νευρικού άξονα καθώς και των ενδεχόμενων παραπλήσιων κλάδων του.
- Αυτό συμβαίνει στους αμύελους νευρικούς άξονες.
- Στους εμμύελους νευρικούς άξονες η μετάδοση του νευρικού παλμού γίνεται από τον ένα κόμβο του **Ranvier** στον επόμενο κ.ο.κ.
- Οι εμμύελοι νευρικοί άξονες μεταφέρουν το νευρικό παλμό 50 φορές γρηγορότερα απ' ότι οι αμύελοι.



# Σχετική μετακίνηση φορτίου

---

- ⊙ Η ισορροπία επιτυγχάνεται από την καθαρή κίνηση μιας σχετικά μικρής ποσότητας φορτίου.
- ⊙ Σ' ένα ηλεκτρολύτη αναμένεται η ολική συγκέντρωση των ανιόντων να είναι ίση μ' αυτή των κατιόντων. Η συνθήκη αυτή είναι γνωστή σαν ηλεκτρική ουδετερότητα.
- ⊙ Η ηλεκτρική ουδετερότητα αναμένεται επειδή η εμφάνιση κάθε καθαρού φορτίου προκαλεί ισχυρές ηλεκτροστατικές δυνάμεις, οι οποίες τείνουν να επαναφέρουν την κατάσταση στην οποία το καθαρό φορτίο είναι μηδέν.

# Σχετική μετακίνηση φορτίου

---

- Θεωρούμε έναν άξονα ακτίνας 500μm.
- Η ολική κίνηση φορτίου που σχετίζεται με την κατάσταση ηρεμίας δίδεται από τη σχέση:

$$Q = C.V$$

- Εάν  $C=1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$  και  $V=100 \text{ mV}$ , τότε για τον άξονα μήκους 1cm έχουμε

$$Q = 10^{-6} \times \pi \times 0.1 \times 1 \times 0.1 = 0.314 \times 10^{-7} \text{ Coulomb}$$

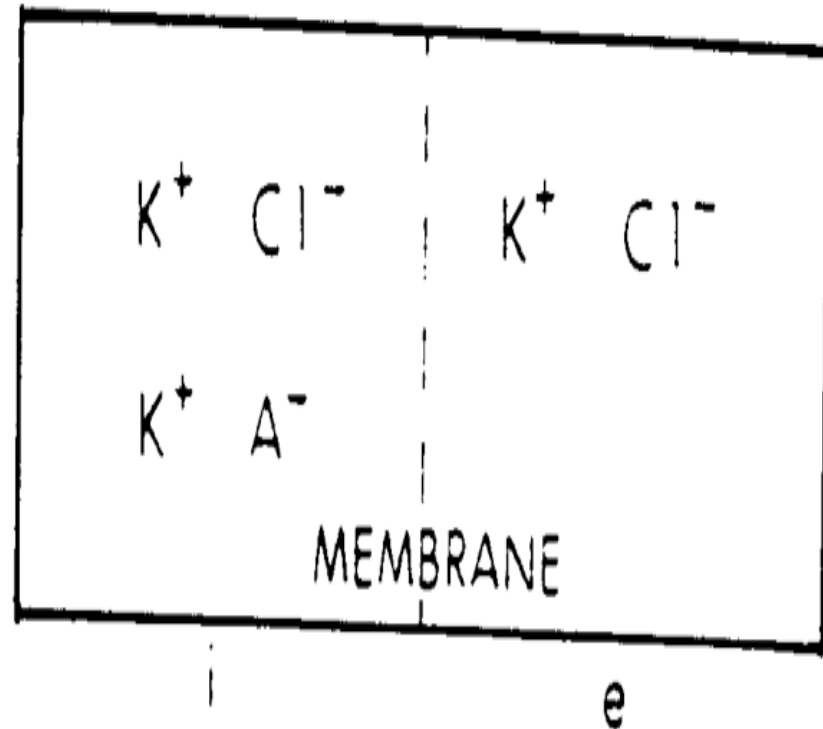
- Για ενδοκυττάρια συγκέντρωση 400 mV b

$$Q_k = 0.4 \cdot \left[ \frac{\pi \cdot (0.05)^2 \cdot 1}{1000} \right] \cdot 96487 = 0.303 \text{ Coulomb}$$

- Η σχετική μείωση του φορτίου είναι προσεγγιστικά  $10^{-7}$

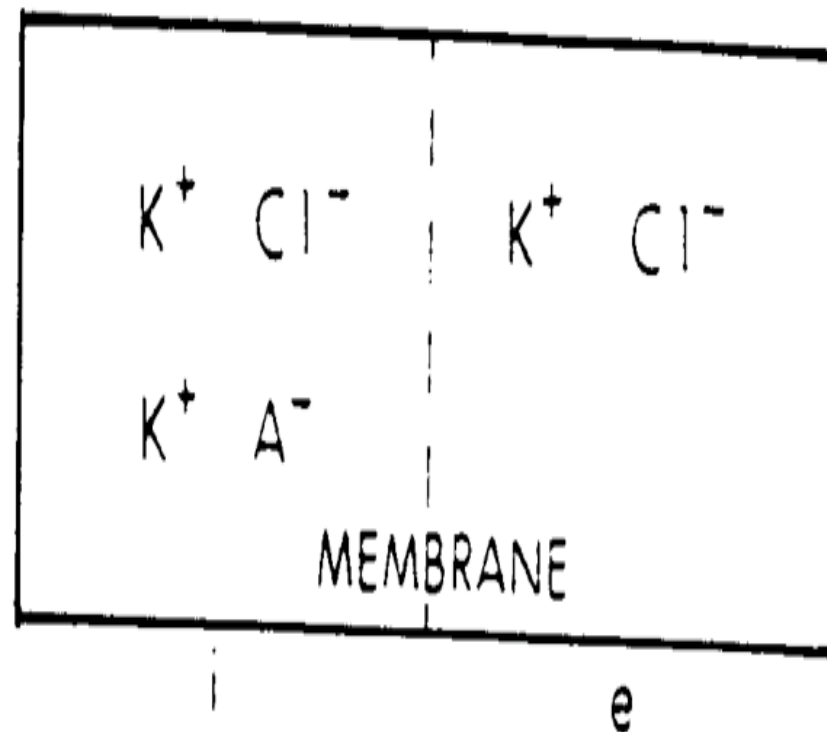
## Ισορροπία Donnan

- ◉ Η μεμβράνη θεωρείται ότι είναι διαπερατή για τα ιόντα καλίου και χλωρίου, αλλά δεν είναι διαπερατή για το μεγάλο ανιόν  $A^-$ .
- ◉ Το  $KCl$  βρίσκεται σε ίση συγκέντρωση και στις δύο πλευρές της μεμβράνης αρχικά.
- ◉ Επειδή  $[K^+]_i > [K^+]_e$  θα επακολουθήσει διάχυση του ιόντος  $K^+$  προς τα έξω.



## Ισορροπία Donnan

- ◉ Αποτέλεσμα της εκροής του ιόντος  $K^+$  είναι η εμφάνιση ενός ηλεκτρικού πεδίου που κατευθύνεται από τα έξω προς τα μέσα.
- ◉ Το πεδίο προκαλεί την κίνηση του ιόντος  $Cl^-$  από το  $i$  στο  $e$  και μαζί με την εκροή του  $K^+$  αποτελεί κίνηση του  $KCl$  από τα αριστερά προς τα δεξιά.
- ◉ Η εκροή αυτή θα επιφέρει ανακατανομή των ιόντων αυτών και των συγκεντρώσεών τους στις ενδοκυττάριας και στις εξωκυττάριας περιοχές.



## Ισορροπία Donnan

- Η κίνηση του  $\text{KCl}$  θα σταματήσει όταν το σύστημα φθάσει μία στατική ισορροπία, όταν δηλαδή η δύναμη της διάχυσης και η δύναμη του ηλεκτρικού πεδίου εξισορροπηθούν και για τα ιόντα  $\text{K}^+$  και για τα ιόντα  $\text{Cl}^-$ .
- Η διαφορά δυναμικού μεταξύ των 2 πλευρών της μεμβράνης είναι η ίδια και για το  $\text{K}^+$  και για το  $\text{Cl}^-$  και τα δυναμικά του Nernst γι' αυτά τα ιόντα πρέπει να είναι τα ίδια στην κατάσταση ισορροπίας.

$$\Delta_K = \frac{RT}{F} \ln \frac{[K^+]_e}{[K^+]_i} = \Delta_{Cl} = \frac{RT}{F} \ln \frac{[Cl^-]_i}{[Cl^-]_e} \Rightarrow \frac{[K^+]_e}{[K^+]_i} = \frac{[Cl^-]_i}{[Cl^-]_e} \quad (1)$$

- Αρχικά  $[K^+]_i > [K^+]_e$  και  $[Cl^-]_i = [Cl^-]_e$ , αλλά με την παρέλευση του χρόνου  $[K^+]_i$  ελαττώνεται ενώ  $[Cl^-]_e$  αυξάνει μέχρι το σημείο που η (1) ικανοποιείται.
- Όταν όλα τα διαπερατά ιόντα βρίσκονται σε ισορροπία είναι γνωστή ως ισορροπία του Donnan.



## Ισορροπία Donnan

---

- ◉ Αν περισσότερα από δύο είδη ιόντων είναι διαπερατά ως προς τη μεμβράνη, τότε η παραπάνω συνθήκη μπορεί να γενικευθεί.
- ◉ Η ισορροπία του **Donnan** απαιτεί όλα τα διαπερατά ιόντα να βρίσκονται στο δυναμικό που υπολογίζεται από την εξίσωση του **Nernst**.

- ◉ Για ένα σύστημα που αποτελείται από ιόντα  $K^+$ ,  $Na^+$  και  $Cl^-$  διαπερατά ως προς τη μεμβράνη θα έχουν το ίδιο δυναμικό αν

$$\frac{[K^+]_e}{[K^+]_i} = \frac{[Cl^-]_i}{[Cl^-]_e} = \frac{[Na^+]_e}{[Na^+]_i} = r$$

- ◉ Η διαφορά δυναμικού στην κατάσταση ισορροπία του **Donnan** δίδεται από τη σχέση:

$$V_m = \frac{RT}{F} \ln(r)$$

- ◉ Για τις παραπάνω σχέσεις θεωρήσαμε ότι δεν έχουμε μετακίνηση νερού μεταξύ των πόρων της μεμβράνης.