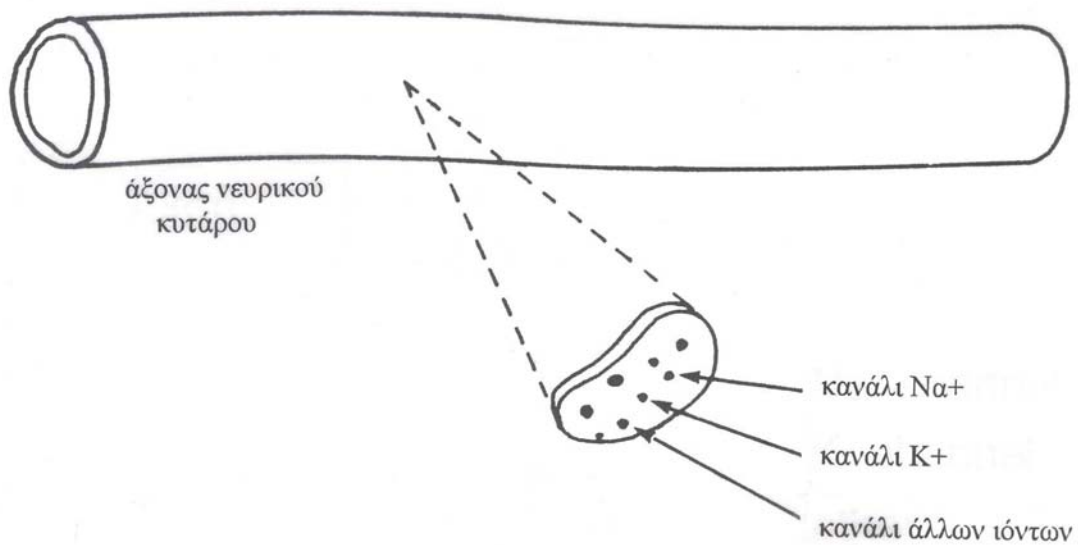


## Κεφάλαιο 3

### Η ΜΕΜΒΡΑΝΗ ΣΑΝ ΕΝΑ ΗΛΕΚΤΡΙΚΟ ΚΥΚΛΩΜΑ

#### 3.1. Εισαγωγή

Ας θεωρήσουμε ένα τμήμα του νευρικού άξονα του κυττάρου όπως περιγράφεται στο Σχ.3.1.



**Σχήμα 3.1.** Μία σχηματική παράσταση του άξονα ενός νευρικού κυττάρου.

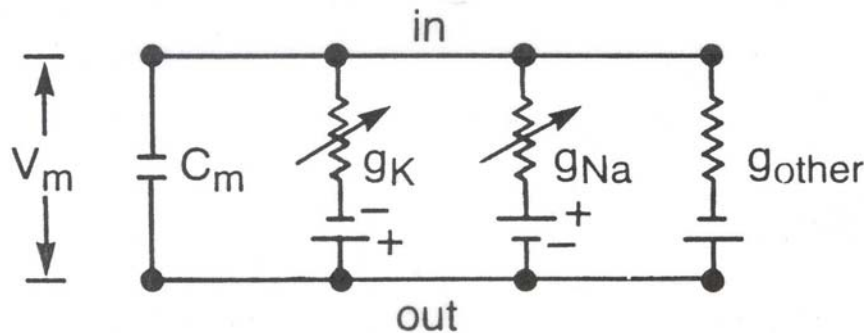
Μπορούμε να παρατηρήσουμε τα εξής :

- (α) Στο εσωτερικό του νευρικού άξονα υπάρχει το κυτταρόπλασμα που είναι καλός αγωγός του ηλεκτρισμού.

(β) Το κυτταρόπλασμα περιβάλλεται από τη μεμβράνη η οποία θεωρείται ως ένας "μονωτής".

(γ) Ο άξονας βρίσκεται μέσα σ' ένα υγρό που είναι καλός αγωγός του ηλεκτρισμού.

Όπως φαίνεται στο Σχ. 3.2 η μεμβράνη του κυττάρου ενεργεί σαν ένας φύλακας πυλών που επιβλέπει τις ισορροπίες των ιόντων  $Na^+$  και  $K^+$ . Χωρίς τον έλεγχο της μεμβράνης τα ιόντα θα δημιουργούσαν μία κατάσταση ισορροπίας και έτσι οι βαθμίδες συγκέντρωσης θα καταστρέφονταν. Κάθε διαφορετικό είδος ιόντων δημιουργεί μία ηλεκτροχημική διαφορά κατά μήκος της μεμβράνης. Το καθαρό αποτέλεσμα είναι το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης με μέση τιμή  $-70 mV$ .



**Σχήμα 3.2.** Κλασικό ισοδύναμο ηλεκτρικό κύκλωμα για ένα μικρό τμήμα της μεμβράνης.

Στο κλασικό ισοδύναμο ηλεκτρικό κύκλωμα για μία μικρή περιοχή της μεμβράνης διακρίνονται η χωρητικότητα της μεμβράνης  $C_m$ , οι ιοντικές αγωγιμότητες  $g_K$ ,  $g_{Na}$  και  $g_{other}$  που εξαρτώνται από το χρόνο και το δυναμικό. Οι πηγές του δυναμικού σε σειρά με τις αγωγιμότητες αντιπροσωπεύουν τις ηλεκτροχημικές διαφορές μεταξύ του εσωτερικού και του εξωτερικού της μεμβράνης που προκαλούνται λόγω των διαφορών στις συγκεντρώσεις των διαφόρων ιόντων (βλέπε Σχ.3.2).

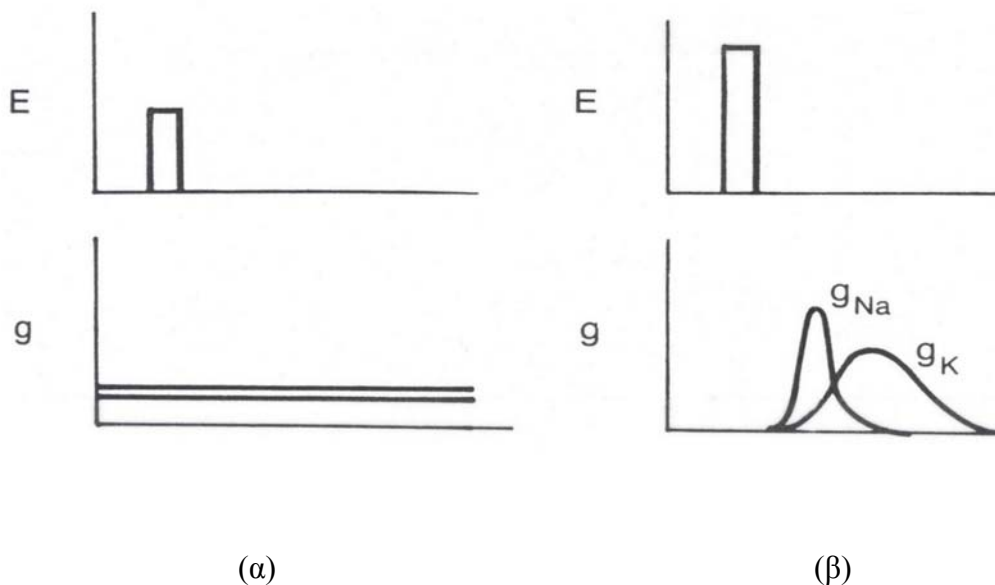
Η χωρητικότητα της μεμβράνης έχει υπολογισθεί προσεγγιστικά στο Κεφ. 2 ότι είναι  $C_m = 0.9 \mu F/cm^2$ . Η τιμή της χωρητικότητας είναι αρκετά τυπική για όλα σχεδόν τα νευρικά κύτταρα.

Επειδή το πάχος της μεμβράνης είναι πάρα πολύ λεπτό ( $< 10 \text{ nm}$ ) τα στατικά ηλεκτρικά πεδία στη μεμβράνη είναι της τάξης των  $10 \text{ MV/m}$ . Αυτό προκύπτει από τον τύπο

$$\frac{V_m}{d} = \frac{70 \text{ mV}}{75 \text{ \AA}} = \frac{70 \times 10^{-3} \text{ V}}{75 \times 10^{-10} \text{ m}} \cong 10^7 \text{ V/m} = 10 \text{ MV/m}$$

Αυτά τα στατικά πεδία της μεμβράνης μπορούν να συγκριθούν σε μέγεθος με τη διηλεκτρική δύναμη συνοχής πολλών υλικών. Μ' αυτές τις τεράστιες ηλεκτρικές δυνάμεις δεν αποτελεί έκπληξη το γεγονός ότι έχουμε αλλαγές στο δυναμικό της μεμβράνης οι οποίες έχουν σαν επακόλουθο τις αλλαγές στο ηλεκτρικό πεδίο. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα τις αλλαγές των ιδιοτήτων των καναλιών που ελέγχουν το πέρασμα των ιόντων μεταξύ του κυτταροπλάσματος και του εξωπλάσματος.

Επειδή η κίνηση των ιόντων μεταξύ των καναλιών αποτελεί ένα ηλεκτρικό ρεύμα, μπορούμε να περιγράψουμε τις ιδιότητες τους σαν αγωγιμότητες εξαρτώμενες από το δυναμικό της μεμβράνης.



**Σχήμα 3.3.** Μεταβολή των αγωγιμοτήτων  $\text{Na}^+$  και  $\text{K}^+$  όταν  
 (α) Το εφαρμοζόμενο εξωτερικό πεδίο είναι μικρό και  
 (β) Το εφαρμοζόμενο πεδίο είναι αρκετά ισχυρό για να ξεπερασθεί η τιμή του κατωφλίου.

Για μικρές αλλαγές στο δυναμικό της μεμβράνης οι αγωγιμότητες των πυλών παραμένουν σταθερές και μικρές σε μέγεθος (βλέπε Σχ.3.3(α)). Οι ισορροπίες των ιόντων παραμένουν ανεπηρέαστες από την παρουσία μικρών ηλεκτρικών δυνάμεων.

Αν, όμως, η επαγόμενη διαφορά δυναμικού ξεπεράσει κάποια κρίσιμη τιμή, οι αγωγιμότητες των πυλών αυξάνουν με τον ακόλουθο τρόπο. Πρώτη συμβαίνει η μεταβολή των ιόντων  $Na^+$  και για μία σύντομη χρονική περίοδο παίζει τον κυρίαρχο ρόλο στις διαδικασίες που καθορίζουν το δυναμικό της μεμβράνης. Η αγωγιμότητα του καλίου αυξάνει με πιο αργό ρυθμό και διατηρείται για μία μεγαλύτερη χρονική διάρκεια (βλέπε Σχ. 3.3(β)). Σε κατάσταση ηρεμίας για πολλά νευρικά κύτταρα μπορούμε να θεωρήσουμε ότι

$$V_m \cong \Delta_K = \frac{RT}{F} \ln \left( \frac{[K]_e}{[K]_i} \right), \quad (3.1)$$

ενώ στο μέγιστο, στο δυναμικό αιχμής

$$V_m \cong \Delta_{Na} = \frac{RT}{F} \ln \left( \frac{[Na]_e}{[Na]_i} \right) \quad (3.2)$$

Αν η μεμβράνη έχει διαφορά δυναμικού  $V_m$ , τότε μία καθαρώς εξασκούμενη δύναμη στο κάλιο είναι  $(V_m - \Delta_K)$  η οποία είναι η απόκλιση από την κατάσταση ισορροπίας. Επειδή το ρεύμα καλίου είναι ανάλογο προς το δυναμικό  $(V_m - \Delta_K)$  ο συντελεστής αναλογίας έχει μονάδες αγωγιμότητας. Επομένως

$$I_K = (V_m - \Delta_K) g_K \quad (3.3)$$

Αν  $V_m > \Delta_K$ , τότε οι δυνάμεις διάχυσης που κατευθύνονται προς τα έξω δεν εξισορροπούνται πλήρως από το ηλεκτρικό πεδίο. Μία καθαρή ροή του καλίου θα ακολουθήσει προς τα έξω, δηλ. ένα ρεύμα που οφείλεται στο κάλιο.

Για το χλώριο ανάλογα έχουμε

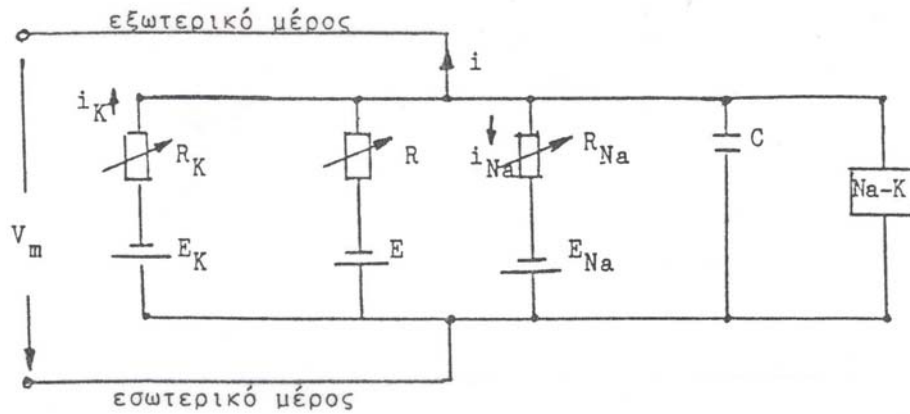
$$I_{Cl} = (V_m - \Delta_{Cl}) g_{Cl} \quad (3.4)$$

Αν  $V_m > \Delta_{Cl}$  οι δυνάμεις διάχυσης του χλωρίου προς τα μέσα δεν εξισορροπούνται πλήρως και μία καθαρή εισροή ακολουθεί. Επειδή αυτή η εισροή είναι από ιόντα με αρνητικό φορτίο, αποτελεί ένα ηλεκτρικό ρεύμα προς τα έξω.

Τελικά για το ιόν του νατρίου έχουμε

$$I_{Na} = (V_m - \Delta_{Na})g_{Na} \quad (3.5)$$

Στην περίπτωση αυτή αν  $V_m > \Delta_{Na}$ , τότε επειδή  $\Delta_{Na}$  είναι θετικό,  $V_m$  πρέπει να είναι θετικό και ακόμη μεγαλύτερο. Το αποτέλεσμα είναι μία καθαρή ροή του νατρίου προς τα έξω παρά τις δυνάμεις διάχυσης που είναι προς τα μέσα.



**Σχήμα 3.4.** Ισοδύναμο κύκλωμα της μεμβράνης του νευρικού κυττάρου όπου περιέχεται και το ρεύμα της αντλίας Na-K.

### 3.2. Ρεύμα χωρητικότητας

Για να συμπληρώσουμε τις συνεισφορές στο ρεύμα μέσω της μεμβράνης προσθέτουμε το ρεύμα χωρητικότητας το οποίο δίνεται από τη σχέση

$$I_C = C_m \frac{dV_m}{dt} \quad (3.6)$$

Στην κατάσταση ηρεμίας  $I_C = 0$  επειδή  $\frac{dV_m}{dt} = 0$  και επιπλέον

$$I = I_K + I_{Cl} + I_{Na} = 0 \quad (3.7)$$

Από την (3.7) βρίσκουμε ότι

$$(V_m - \Delta_K)g_K + (V_m - \Delta_{Cl})g_{Cl} + (V_m - \Delta_{Na})g_{Na} = 0 \quad (3.8)$$

και επομένως

$$V_m = \frac{\Delta_K g_K + g_{Cl} \Delta_{Cl} + g_{Na} \Delta_{Na}}{g_K + g_{Cl} + g_{Na}} \quad (3.9)$$

Η εξίσωση (3.9) είναι γνωστή ως εξίσωση των παραλλήλων αγωγιμοτήτων.

Το ρεύμα που οφείλεται στην αντλία ιόντων  $Na^+ - K^+$  μπορεί να συμπεριληφθεί στην ανάλυση της σταθερής κατάστασης (βλέπε Σχ. 3.4). Για παράδειγμα, μπορεί να συμπεριληφθεί στο μοντέλο των παραλλήλων αγωγιμοτήτων. Εξακολουθούμε και στην περίπτωση αυτή να θεωρούμε ότι το ολικό ρεύμα  $I$  που διέρχεται μέσω της μεμβράνης είναι μηδέν. Αν συμβολίσουμε με  $I_p$  το ρεύμα που οφείλεται στην αντλία την σταθερή κατάσταση, τότε

$$I = I_k + I_{Cl} + I_{Na} + I_p = 0 \quad (3.10)$$

Επομένως, στη θέση της (3.8) θα έχουμε

$$(V_m - \Delta_K)g_K + (V_m - \Delta_{Cl})g_{Cl} + (V_m - \Delta_{Na})g_{Na} = -I_p \quad (3.11)$$

Αν λύσουμε τη σχέση αυτή ως προς  $V_m$  βρίσκουμε

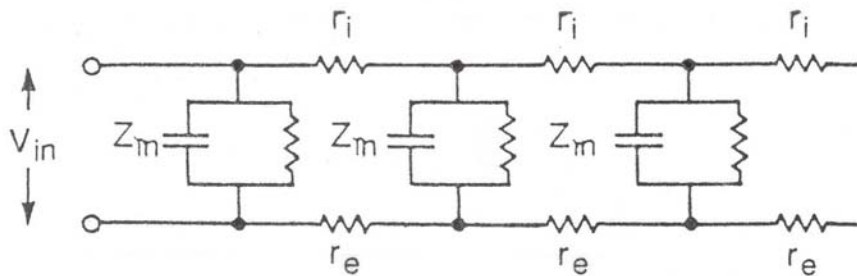
$$V_m = \frac{\Delta_K g_K + g_{Cl} \Delta_{Cl} + g_{Na} \Delta_{Na}}{g_K + g_{Cl} + g_{Na}} - \frac{I_p}{g_K + g_{Cl} + g_{Na}} \quad (3.12)$$

Είναι φανερό από την (3.12) ότι το ρεύμα που οφείλεται στην αντλία συνεισφέρει στο δυναμικό ηρεμίας. Στην πραγματικότητα, επειδή  $I_p$  είναι θετικό, η (3.12) δηλώνει ότι η αντλία προκαλεί μία επιπρόσθετη υπερπόλωση της μεμβράνης.

### 3.3. Προσομοίωση του νευρικού άξονα μ'ένα κλιμακωτό κύκλωμα.

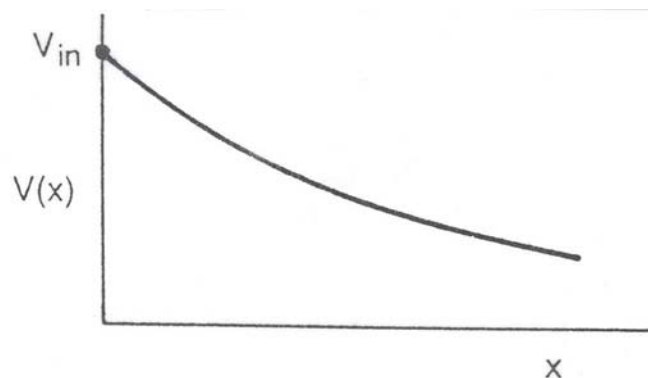
Ο νευρικός άξονας μπορεί να θεωρηθεί ως ένα ομοαξονικό καλώδιο με το κυτταρόπλασμα να λειτουργεί σαν εσωτερικός αγωγός, το εξωτερικό αγωγή υγρό σαν εξωτερικός αγωγός και η μεμβράνη σαν "μονωτής". Στο Σχ. 3.5 η μεμβράνη παριστάνεται μ' ένα κλιμακωτό κύκλωμα.

Βέβαια η μεμβράνη είναι ένα συνεχές περιβλημα παρά μία αλυσίδα από αθροιζόμενα στοιχεία, αλλά στο Σχ.3.5 δίνεται έμφαση σε σπουδαία χαρακτηριστικά της μεμβράνης ενός νευρικού άξονα που μπορούν να προσομοιωθούν από ένα καλώδιο.



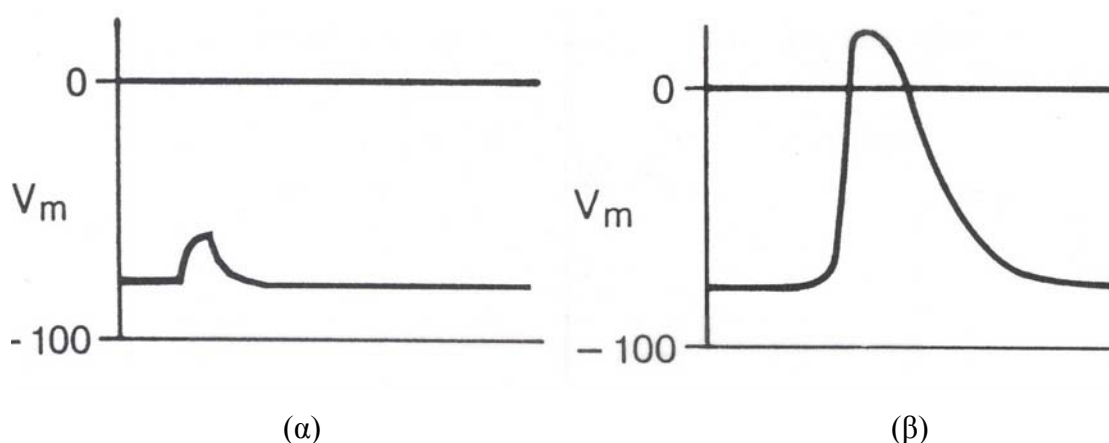
**Σχήμα 3.5.** Παράσταση της μεμβράνης μ' ένα κλιμακωτό κύκλωμα.

Ο νευρικός άξονας παρουσιάζει μία ελαστικότητα που δεν συγκρίνεται με τα ανθρώπινα κατασκευαζόμενα καλώδια επειδή αν μία υποκατωφλιακή αλλαγή στο δυναμικό  $V$  επιβληθεί σ' ένα σημείο του άξονα, διαδίδεται μόνο για μία πολύ μικρή απόσταση  $x$  προτού ν' αποκοπεί απότομα. Έτσι μικρές διαταραχές στο δυναμικό της μεμβράνης παραμένουν σε τοπικό επίπεδο. Όμως η μεμβράνη του νευρικού άξονα έχει μία αξιοσημείωτη ενισχυτική ικανότητα για υπερκατωφλιακές αλλαγές του δυναμικού όπως περιγράψαμε παραπάνω. Όταν μία τοπική διαταραχή στο δυναμικό



**Σχήμα 3.6.** Υποκατωφλιακές ιδιότητες του νευρικού άξονα.

της μεμβράνης ξεπερνά το κατώφλιο, ένας μεγάλος παλμός παράγεται τοπικά (βλέπε Σχ.3.7 (β)). Οι ιδιότητες του άξονα είναι αρκετά καλές γι' αυτή την τοπική αλλαγή του δυναμικού, έτσι ώστε να διαγείρει τη διπλανή περιοχή της μεμβράνης και ο παλμός να διαδοθεί προς το κάτω μέρος του άξονα σαν να είχαν τοποθετηθεί ενεργοποιημένοι ενισχυτές κατά μήκος του. Το νευρικό κύτταρο λοιπόν ενεργεί



**Σχήμα 3.7.** Μεταβολή στο δυναμικό της μεμβράνης (α) υποκατωφλιακή και (β) υπερκατωφλιακή.

σαν μεταφορέας δυαδικών σημάτων (νόμος όλα ή τίποτα). Όταν ο νευρικός παλμός φθάσει στο τέλος του νευρικού άξονα, προκαλεί την απελευθέρωση μιας χημικής ουσίας η οποία καλείται ακετυλοχολίνη. Η ουσία αυτή υποβοηθεί στη δημιουργία υπερκατωφλιακών δυναμικών στις μεμβράνες των γειτονικών κυττάρων. Με τον τρόπο αυτό το σήμα μεταδίδεται προς τα εμπρός φθάνοντας τελικά στο κεντρικό νευρικό σύστημα, όπου γίνεται η επεξεργασία της πληροφορίας και μπορεί να οδηγήσει στην κατανόηση κάποιας πράξης ή μπορεί να προκαλέσει κάποια κινητική απόκριση η οποία μεταφέρεται από άλλα νευρικά κύτταρα του κεντρικού νευρικού συστήματος στην περιφέρεια.

### **3.4. Επίδραση εξωτερικών ηλεκτρικών πεδίων στο δυναμικό της μεμβράνης.**

Ορισμένα μηχανικά ερεθίσματα, όπως η ζέστη, το κρύο, ο ήχος και το φως μπορούν να δημιουργήσουν στην επιφάνεια του σώματος υπερκατωφλιακές αλλαγές στο δυναμικό της μεμβράνης. Επιπλέον το δυναμικό μπορεί να μεταβληθεί από την



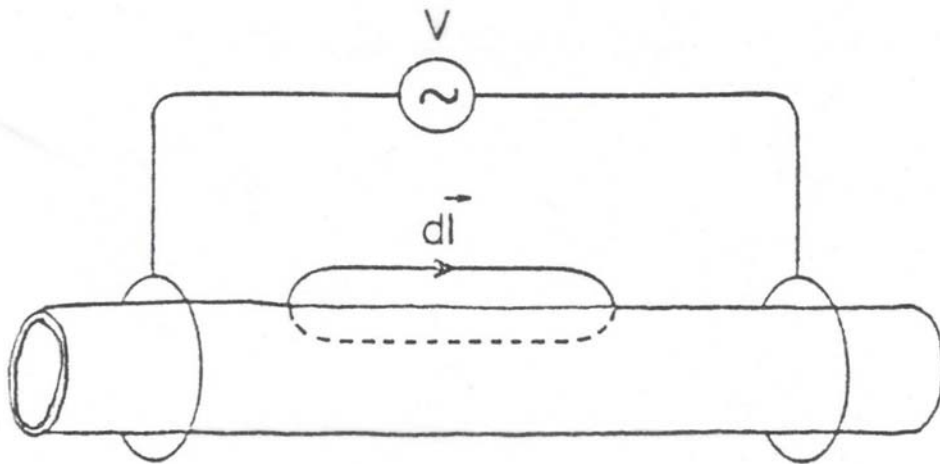
άμεση επίδραση των ηλεκτρικών πεδίων στους ιστούς που περιέχουν τα νευρικά κύτταρα. Δύο προσεγγίσεις έχουν χρησιμοποιηθεί κλασικά σε σχέση με το επαγόμενο δυναμικό της μεμβράνης από εξωτερικά μακροσκοπικά πεδία. Η πρώτη προσέγγιση σχετίζεται με την ανάλυση από τον *Maxwell* των ηλεκτρικών ιδιοτήτων των σφαιρικών κελύφων. Στην περίπτωση ενός σφαιρικού κελύφους το επαγόμενο δυναμικό της μεμβράνης δίνεται από τη σχέση

$$V_m = 1.5 a E \cos \theta, \quad (3.13)$$

όπου  $a$  είναι η ακτίνα του κυττάρου,  $E$  είναι το μέτρο του μακροσκοπικού πεδίου που μεταβάλλεται με το χρόνο και  $\theta$  είναι η γωνία της επιφάνειας της μεμβράνης με τη διεύθυνση του ηλεκτρικού πεδίου.

Στη δεύτερη προσέγγιση χρησιμοποιεί κανείς σφαιροειδή αντί για σφαιρικά κελύφη (προσεγγίζουν το σχήμα του κυττάρου καλύτερα). Ακόμη και τα διάφορα σφαιροειδή κελύφη διαφέρουν σημαντικά από τα πραγματικά νευρικά κύτταρα με όλες τις δενδριτικές αποφυάδες τους. Χρειάζεται να πραγματοποιηθούν ακόμη αρκετά νευροφυσιολογικά πειράματα που να μας δίνουν τη βασική γνώση της λειτουργίας του νευρικού κυττάρου μέσα σ' ένα ομογενές ηλεκτρικό πεδίο.

Μία άλλη προσέγγιση στο πρόβλημα αυτό έχει ως εξής : Θεωρούμε την περίπτωση ενός άξονα με δύο ηλεκτροδία. Ένα ηλεκτρικό πεδίο δημιουργείται στο υγρό έξω από το νευρικό άξονα εφαρμόζοντας ένα πάρα πολύ χαμηλής συχνότητας (*ELF*) ( $1-300 \text{ Hz}$ ) πεδίο μεταξύ των ηλεκτροδίων. Η αντίσταση της μεμβράνης είναι

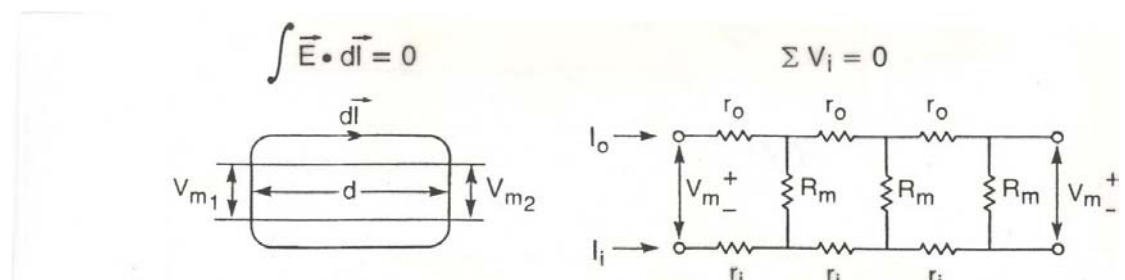


**Σχήμα 3.8.** Ένα ζευγάρι ηλεκτροδίων που διεγείρει ένα τμήμα του νευρικού άξονα με την επίδραση ενός *ELF* πεδίου.

αρκετά μεγάλη για να θεωρήσουμε το πεδίο εσωτερικά του κυττάρου αμελητέο. Για να υπολογίσουμε το επαγόμενο δυναμικό της μεμβράνης, αθροίζουμε τα δυναμικά σ' ένα κλειστό βρόγχο. Από την τρίτη εξίσωση του *Maxwell* και την εφαρμογή του θεωρήματος του *Stokes* έχουμε

$$\oint_c \vec{E} \cdot d\vec{\ell} = 0 \quad (3.14)$$

Συνήθως χρησιμοποιείται το εξής ισοδύναμο κύκλωμα



**Σχήμα 3.9.** Υπολογισμός της διαφοράς δυναμικού στη μεμβράνη σε σχέση με το εξωτερικό πεδίο  $E$ .  $r_o$  = αντίσταση εξωτερικού υγρού,  $R_m = 1/G_m$  = αντίσταση μεμβράνης,  $r_i$  = αντίσταση εσωτερικού υγρού,  $I_o$  = ρεύμα που ρέει μέσα στο εξωτερικό υγρό,  $I_i$  = ρεύμα που ρέει μέσα στο εσωτερικό του κυττάρου και  $I_m$  = ρεύμα μεμβράνης.

Από την (3.14) έχουμε

$$\oint_c \vec{E} \cdot d\vec{\ell} = E \cdot d + V_{m_2} - V_{m_1} = 0,$$

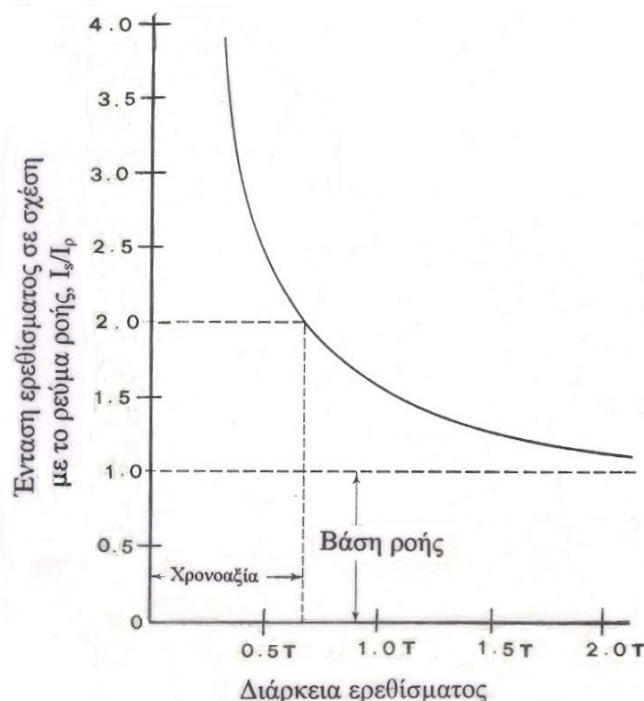
δηλ. η διαφορά του επαγόμενου δυναμικού της μεμβράνης σε απόσταση  $d$  είναι

$$V_{m_1} - V_{m_2} = E \cdot d \quad (3.15)$$

Για ένα κύτταρο μέσα σε ομογενές ηλεκτρικό πεδίο, οι μέγιστες τιμές του δυναμικού της μεμβράνης θα συμβούν στα άκρα του κυττάρου όταν η επιφάνεια του είναι παράλληλη προς το πεδίο. Αυτό εξηγεί γιατί το κύτταρο είναι πάρα πολύ ευαίσθητο όταν η διεύθυνση του πεδίου είναι παράλληλη και όχι κάθετη προς τον άξονα του κυττάρου.

### 3.5. Η καμπύλη διεγερσιμότητας

Η διέγερση του νευρικού άξονα εξαρτάται από το πλάτος και τη διάρκεια ενός ερεθίσματος που συνήθως έχει τη μορφή ενός τετραγωνικού παλμού. Η διέγερση είναι δυνατή μ' ένα παλμό μικρότερης διάρκειας αν το πλάτος αυξηθεί και αντίστροφα. Η καμπύλη που συσχετίζει το πλάτος του παλμού με τη διάρκεια του παλμού καλείται καμπύλη διεγερσιμότητας. Το σχήμα της καμπύλης αυτής έχει το σχήμα μιας υπερβολής. Αν θεωρήσουμε ότι το δυναμικό της μεμβράνης που προκαλείται από την εφαρμογή ενός ερεθίσματος ακολουθεί την καμπύλη ενός κυκλώματος με μία αντίσταση και έναν πυκνωτή ( $RC$ ), τότε μπορούμε να υπολογίσουμε διάφορες παραμέτρους που παρουσιάζουν ενδιαφέρον. Σύμφωνα με το νόμο του *Ohm*, το ρεύμα που εφαρμόζεται στη μεμβράνη με τη βοήθεια ενός ηλεκτροδίου θα πρέπει να αλλάξει το δυναμικό της μεμβράνης ανάλογα με την αντίσταση στη ροή του. Αν η μεμβράνη συμπεριφέρονταν μόνο ως αντίσταση τότε η μεταβολή στο δυναμικό της θα ήταν ακαριαία. Δεδομένου όμως ότι η μεμβράνη συμπεριφέρεται και ως πυκνωτής, η μεταβολή στο δυναμικό της δεν θα πρέπει να είναι ακαριαία. Αυτό περιγράφεται στο Σχ.3. 10 και επεξηγεί γιατί χρησιμοποιούμε ένα ( $RC$ ) κύκλωμα.



Σχήμα 3.10. Περιγραφή καμπύλης διεγερσιμότητας.

Αν  $E_t$  είναι το δυναμικό κατωφλίου της μεμβράνης, το οποίο θεωρείται σταθερό, και  $E_r$  είναι το δυναμικό ηρεμίας, μία εκπόλωση της τάξης

$$\Delta E_d = E_t - E_r \quad (3.16)$$

απαιτείται για τη διέγερση. Έστω ότι η αντίσταση της μεμβράνης είναι  $r_m$  και η χωρητικότητα  $C_m$ , έτσι ώστε η ποσότητα  $\tau = r_m C_m$  είναι μία χρονική σταθερά. Στην περίπτωση αυτή ισχύει ότι

$$\Delta E = I_\zeta r_m (1 - e^{-t/\tau}), \quad (3.17)$$

όπου  $I_\zeta$  είναι το σταθερό ρεύμα που δημιουργείται από το ερέθισμα και  $\Delta E$  είναι η αύξηση στο δυναμικό της μεμβράνης. Διέγερση επιτυγχάνεται αν η διάρκεια του παλμού  $T$  είναι τέτοια ώστε  $\Delta E = \Delta E_d$ . Από την (3.17) προκύπτει ότι

$$I_\zeta(T) = \frac{\Delta E_d}{r_m (1 - e^{-T/\tau})} \quad (3.18)$$

Η ελάχιστη ένταση που απαιτείται για τη διέγερση συμβαίνει όταν  $T \rightarrow \infty$  και ορίζεται ως βάση ροής ή ρεόβαση  $I_\rho$  (βλέπε Σχ.3.10). Από την (3.18) έχουμε

$$I_\rho = \frac{\Delta E_d}{r_m}, \quad (3.19)$$

έτσι ώστε

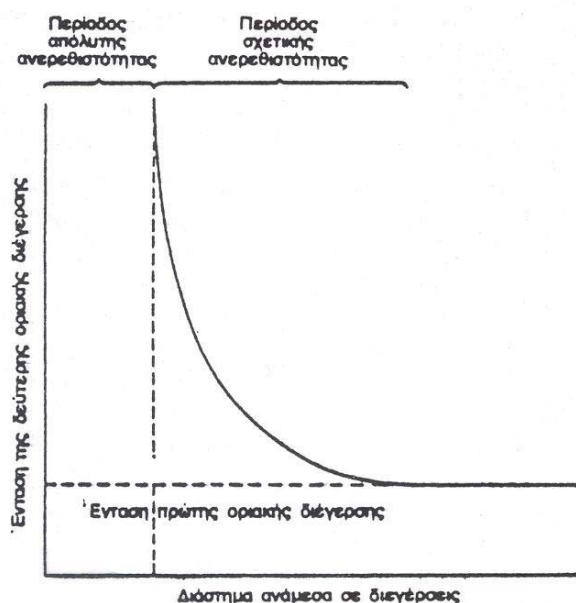
$$\frac{I_\zeta}{I_\rho} = (1 - e^{-T/\tau})^{-1} \quad (3.20)$$

Η διάρκεια που απαιτείται για ένα ρεύμα προερχόμενο από ένα ερέθισμα πλάτους διπλασίου αυτού της βάσης ροής ονομάζεται χροναξία. Στην περίπτωση αυτή ισχύει ότι

$$2 = (1 - e^{-T_c/\tau})^{-1} \Rightarrow e^{-T_c/\tau} = \frac{1}{2} \Rightarrow \frac{T_c}{\tau} = \ln 2 \Rightarrow T_c = \tau \cdot \ln 2 = 0.69\tau \quad (3.21)$$

### 3.6. Περίοδος απόλυτης και σχετικής ανερεθιστότητας

Για ένα μικρό χρονικό διάστημα μετά από ένα δυναμικό δράσης δεν είναι δυνατόν να υπάρξει ένα δεύτερο οποιαδήποτε και αν είναι η ένταση της διέγερσης. Η περίοδος αυτή είναι γνωστή σαν περίοδος απόλυτης ανερεθιστότητας (βλέπε Σχ.3.11). Μετά το τέλος αυτής της περιόδου ακολουθεί μία άλλη, στη διάρκεια της



**Σχήμα 3.11.** Περίοδοι απόλυτης και σχετικής ανερεθιστότητας.

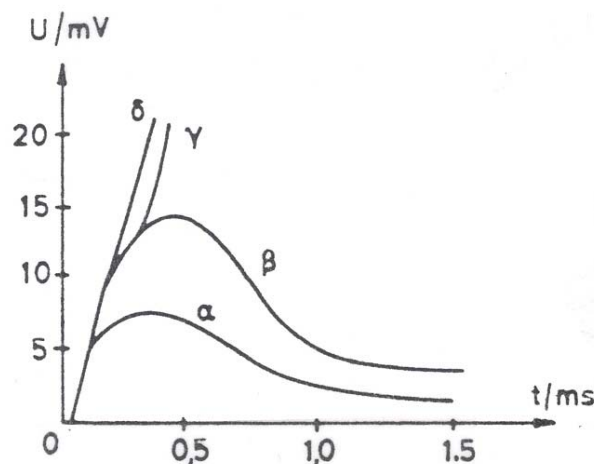
οποίας είναι δυνατό να προκληθεί ένα δεύτερο δυναμικό δράσης, αλλά η ένταση της διέγερσης που απαιτείται για να παραχθεί το δεύτερο αυτό δυναμικό δράσης είναι ψηλότερη απ' ότι συνήθως. Η χρονική αυτή περίοδος ονομάζεται περίοδος σχετικής ανερεθιστότητας. Η ανερεθιστότητα κατά τη διάρκεια του δυναμικού δράσης και αμέσως μετά απ' αυτό εμποδίζει τη "σύντηξη" των παλμών και επιτρέπει τη διάδοση μόνο ξεχωριστών παλμών. Επιπλέον, με τις περιόδους της απόλυτης και σχετικής ανερεθιστότητας δημιουργείται ένα ανώτερο όριο στις συχνότητες με τις οποίες οι άξονες μπορούν να μεταδίδουν δυναμικά δράσης.

### 3.7. Ερέθισμα από συνεχές ρεύμα στη μεμβράνη του νευρικού κυττάρου.

Όταν μία διέγερση δεν είναι τεχνητή, αλλά προέρχεται από τα κύτταρα του νευρικού συστήματος, τότε μεταδίδεται μόνο προς τη μία κατεύθυνση.

Το ερέθισμα από συνεχές ρεύμα σ' ένα νευρικό άξονα επιδρά κατ' ευθείαν στην μεμβράνη και μεταδίδεται προς τις δύο κατευθύνσεις του άξονα. Όταν ο άξονας διεγερθεί με συνεχές ρεύμα ταυτόχρονα σε δύο θέσεις, τότε οι αντιτιθέμενες μεταδόσεις των δύο διεγέρσεων αντισταθμίζονται.

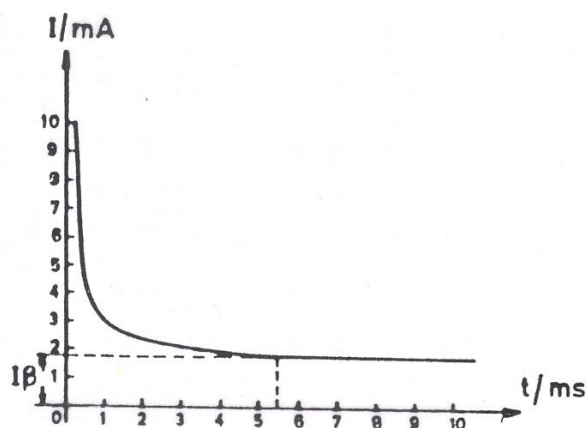
Από έρευνες που έχουν γίνει με συνεχή τάση για τη μετάδοση της διέγερσης (βλέπε Σχ. 3.12), φαίνεται ότι απαιτείται για το σκοπό αυτό η εφαρμογή μιας ελάχιστης τιμής της συνεχούς τάσης  $U_{min}$  επί ελάχιστο χρόνο  $t_{min}$  (καμπύλες  $\gamma$  και  $\delta$ ). Για  $U < U_{min}$  η διέγερση είναι τοπική (καμπύλες  $\alpha$  και  $\beta$ ).



Σχήμα 3.12. Συνεχή τάση που απαιτείται για τη μετάδοση της διέγερσης.

Έχει επίσης διαπιστωθεί ότι το συνεχές ρεύμα προκαλεί την αύξηση του αριθμού των ιόντων  $Na^+$  και  $K^+$  στη κάθοδο, ενώ στην άνοδο απωθούνται τα ιόντα αυτά. Επομένως η εκπόλωση της μεμβράνης (και ακολούθως η διέγερση) προκαλείται από την κάθοδο, ενώ η άνοδος μειώνει τη διεγερσιμότητα. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται **νόμος της πολικότητας**. Σύμφωνα δηλαδή με το νόμο αυτό, η διέγερση του νευρικού κυττάρου από το συνεχές ρεύμα προκαλείται από την κάθοδο. Ένα πρακτικό παράδειγμα από το οποίο φαίνεται η διαφορετική επίδραση της

καθόδου από την άνοδο στην πρόκληση ερεθίσματος είναι το παρακάτω : Όταν για τη διέγερση σ' ένα νευρικό άξονα τοποθετήσει κανείς την κάθοδο πλησίον ενός μυός και κλείσει το κύκλωμα, τότε θα παρατηρήσει ότι ο μυς συσπάται. Όταν στη θέση της καθόδου τοποθετηθεί η άνοδος και κλείσει το κύκλωμα, τότε δεν παρατηρείται σύσπαση του μυ. Κατά το άνοιγμα όμως του κυκλώματος ο μυς συσπάται επειδή τα ιόντα  $Na^+$  και  $K^+$  επιστρέφουν στις θέσεις τους για την αποκατάσταση της ηρεμίας. Το ρεύμα που προκαλείται στην περίπτωση αυτή ονομάζεται ρεύμα πολικότητας. Η τιμή του συνεχούς ρεύματος για την πρόκληση μιας διέγερσης, σε συνάρτηση με το χρόνο, δίνεται στο Σχ.3.13. Σύμφωνα με αυτό, έχει ορισθεί ως βάση ροής η τιμή του ρεύματος  $I_{\beta}$ , για την οποία μπορεί να διαπιστωθεί ένας σπασμός μετά από κάποιο χρόνο (περίπου  $1.7mA$  σε χρόνο  $5.5 ms$ ).

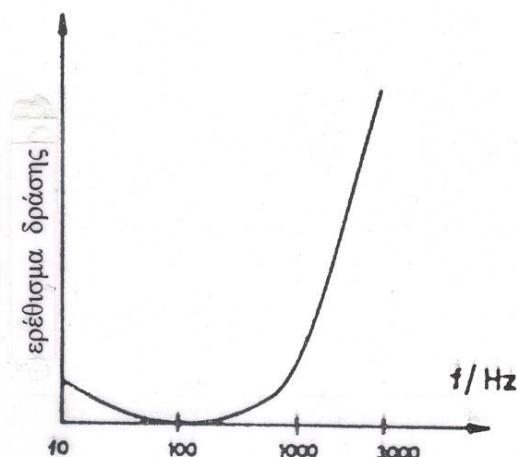


**Σχήμα 3.13.** Τιμές του ρεύματος για τη δημιουργία ερεθίσματος σε σχέση με το χρόνο εφαρμογής του ηλεκτρικού ερεθίσματος. Με  $I_{\beta}$  συμβολίζουμε τη βάση ροής.

### **3.8. Ερέθισμα από εναλλασσόμενο ρεύμα στη μεμβράνη του νευρικού κυττάρου.**

Η συχνότητα του εναλλασσόμενου ρεύματος έχει καθοριστική σημασία για τις συγκεντρώσεις των ιόντων στη μεμβράνη, γιατί απ' αυτήν εξαρτάται ο χρόνος ροής που διατίθεται στα ιόντα, για την εκδήλωση του μηχανισμού διέγερσης. Μία γραφική παράσταση του ερεθίσματος δράσης από το εναλλασσόμενο ρεύμα, ανάλογα με τη συχνότητα, δίνεται στο Σχ.3.14. Σύμφωνα μ' αυτό διακρίνουμε δύο περιοχές

συχνοτήτων :  $f < 100 \text{ Hz}$  και  $f > 100 \text{ Hz}$ . Στην περιοχή  $f < 100 \text{ Hz}$  φαίνεται ότι η αλλαγή της πολικότητας σε μικρότερο χρόνο διευκολύνει τις κινήσεις των ιόντων, με αποτέλεσμα το ερέθισμα δράσης να γίνεται μικρότερο. Απαιτείται δηλαδή, όσο αυξάνει η συχνότητα μέχρι  $100 \text{ Hz}$ , μικρότερη τιμή ρεύματος για τη διέγερση δράσης. Για συχνότητες όμως μεγαλύτερες από  $100 \text{ Hz}$  μειώνεται ο χρόνος



**Σχήμα 3.14.** Γραφική παράσταση για το ερέθισμα δράσης ανάλογα με τη συχνότητα του εναλλασσομένου ρεύματος.

ροής των ιόντων όσο αυξάνει η συχνότητα και επομένως το ερέθισμα δράσης γίνεται μεγαλύτερο. Για την πρόκληση επομένως της διέγερσης δράσης, το εναλλασσόμενο ρεύμα πρέπει να έχει μεγαλύτερη τιμή όσο αυξάνει η συχνότητα. Για παράδειγμα, συχνότητες πάνω από  $10^6 \text{ Hz}$  και τιμές ρεύματος μερικών Ampere, δεν επιτυγχάνουν διέγερση, αλλά μόνο θερμότητα στην περιοχή εφαρμογής των ηλεκτροδίων, χωρίς να θερμαίνονται τα ηλεκτρόδια. Αυτό οφείλεται, σύμφωνα με την εξίσωση

$$\nabla \times \vec{H} = \vec{J} + \varepsilon \frac{\partial \vec{E}}{\partial t} \text{ (εξίσωση Maxwell), στην αύξηση πυκνότητας ροής } \varepsilon \frac{\partial \vec{E}}{\partial t} \text{ και τη}$$

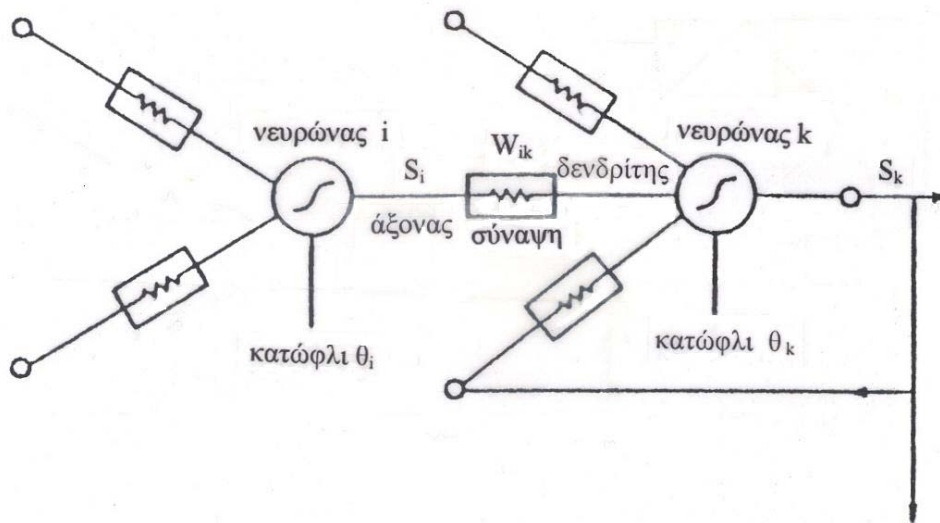
μείωση της πυκνότητας ροής λόγω της αγωγιμότητας  $\vec{J}$ .



### 3.9. Τεχνητά νευρικά κύτταρα.

Τα τεχνητά νευρικά κύτταρα, όπως περιγράφονται στο Σχ.3.15, είναι ανάλογα με τα φυσικά.

Στο Σχ. 3.15 τα νευρικά κύτταρα γίνονται στοιχεία επεξεργασίας (*processing elements*), οι άξονες και οι δενδρίτες γίνονται καλώδια και οι συνάψεις γίνονται μεταβλητές αντιστάσεις οι οποίες συνδέονται με τις εισόδους που αντιπροσωπεύουν δεδομένα.



Σχήμα 3.15. Διασυνδέσεις τεχνητών νευρικών κυττάρων.

Οι εισοδοί που μεταφέρουν ηλεκτρικούς παλμούς (δυναμικά δράσης) συνδέονται μέσω των αντιστάσεων μ' ένα λειτουργικό ενισχυτή στον οποίο έχει τεθεί ένα κατώφλι με τέτοιο τρόπο ώστε, όταν το άθροισμα των δυναμικών αυτών φθάσει μία προκαθορισμένη τιμή(την τιμή δηλ. του κατωφλίου), το νευρικό κύτταρο θα λειτουργήσει και θα δώσει έναν παλμό.

Στο Σχ. 3.15 θεωρούμε ότι το στοιχείο επεξεργασίας είναι ένας μηχανισμός ο οποίος, όταν το άθροισμα των δυναμικών είναι κατώτερο από την τιμή κατωφλίου, έξοδος του θα είναι -1.0 και δεν θα λειτουργεί, ενώ όταν το άθροισμα των δυναμικών φθάσει την τιμή κατωφλίου, η έξοδος του θα είναι +1.0 και ο μηχανισμός θα λειτουργεί.

Τα στοιχεία επεξεργασίας μπορούν ν' αλληλεπιδρούν με πολλούς τρόπους σύμφωνα με τη μορφή της αλληλοσύνδεσης τους. Τα στοιχεία επεξεργασίας διακρίνονται στις εξής περιπτώσεις :

- (α) Στοιχεία επεξεργασίας που τροφοδοτούν μόνο (feed forward). Άλλα στοιχεία έχουν μία ανατροφοδότηση ή ανάδραση (feedback loop).
- (β) Στοιχεία επεξεργασίας τα οποία συνδέονται ολικά με άλλα στοιχεία επεξεργασίας. Υπάρχουν, όμως, στοιχεία τα οποία συνδέονται μόνο εν μέρει με άλλα στοιχεία.

Πολλοί σύγχρονοι ερευνητές θεωρούν ότι ένα νευρικό κύτταρο συμπεριφέρεται σαν ένας μικροεπεξεργαστής, αντί σαν ένας πυκνωτής απωλειών που τροφοδοτεί ένα *flip-flop* κύκλωμα (*one shot flip-flop circuit*).

Πρόσφατη κατανόηση των συστημάτων νευρικών κυττάρων περιορίζεται κυρίως στα αισθητικά και στα κινητικά συστήματα. Οι κατασκευές που εμπλέκονται με υψηλού επιπέδου λειτουργίες γνώσης (κατηγοροποίηση, μνήμη, λήψη αποφάσεων, σχεδιασμός) έχουν κατά μεγάλο βαθμό αναγνωρισθεί, αλλά πολλά πράγματα αποτελούν ακόμη ένα μυστήριο. Για παράδειγμα, ένα πλήθος από ειδικές κατασκευές στο σύστημα της όρασης που αναλύουν τα συστατικά των στοιχείων μιας εικόνας, όπως τα χρώματα της, κίνηση και βάθος, μπορούν να υποδειχθούν αλλά δεν είναι γνωστό πως αυτά τα συστατικά τοποθετούνται σε ομάδες για μία παράσταση των φυσικών αντικειμένων της εικόνας ούτε πως τα αντικείμενα αναγνωρίζονται, τοποθετούνται σε κατηγορίες και ονομάζονται. Παρ' όλα αυτά δεν φαίνεται να υπάρχουν επιστημονικά εμπόδια στην κατανόηση τέτοιων λειτουργιών γνώσης, παρότι αυτό θα απαιτήσει μεγαλύτερη αλληλεπίδραση μεταξύ θεωρίας, υπολογιστών μοντέλων και πειράματος.