

Διπλωματική Εργασία

Τετράποδη μετακίνηση μέσω ηλεκτροχημικών δικτύων:

Μια ρομποτική εφαρμογή βασισμένη σε αυτόνομες ηλεκτροχημικές ταλαντώσεις.

ΚΟΥΤΑΛΙΔΗ ΣΤΑΥΡΟΥΛΑ

**Τομέας Επιστήμης και Τεχνικής των Υλικών
Σχολή Χημικών Μηχανικών
Εθνικό Μετσόβιο Πολυτεχνείο**

Επιβλέπων: Αντώνης Καραντώνης, Λέκτορας

2013

Περίληψη

Σκοπός της παρούσας διπλωματικής εργασίας είναι η διερεύνηση της δυνατότητας δικτύων που αποτελούνται από ηλεκτροχημικούς ταλαντωτές, να λειτουργούν ως Γεννήτριες Κεντρικού Προτύπου (CPG). Οι Γεννήτριες Κεντρικού Προτύπου είναι νευροφυσιολογικά δίκτυα που παράγουν συγκεκριμένους ρυθμούς οι οποίοι καθορίζουν την κίνηση των έμβιων όντων.

Προκειμένου να επιτευχθεί ο σκοπός αυτός διερευνήθηκε αρχικά η δυνατότητα ενός ηλεκτροχημικού συστήματος, αποτελούμενο από μια άνοδο σιδήρου και μια κάθοδο χαλκού εμβαπτισμένες σε ηλεκτρολυτικό διάλυμα θειικού οξέος και θειικού χαλκού, να φέρεται ως αυτόνομος ταλαντωτής. Οι ηλεκτροχημικές διεργασίες που λαμβάνουν χώρα στο σύστημα αυτό μελετήθηκαν με τις τεχνικές της γραμμικής ανοδικής πόλωσης, της ηλεκτροχημικής εμπέδησης και της χρονοαμπερομετρίας. Η δυναμική του συστήματος διερευνήθηκε θεωρώντας ως παράμετρο την εφαρμοζόμενη διαφορά δυναμικού μεταξύ των δυο ηλεκτροδίων.

Ως μέσο μίμησης του CPG χρησιμοποιήθηκε ένα δίκτυο αποτελούμενο από τέσσερις ηλεκτροχημικούς ταλαντωτές του παραπάνω είδους. Το είδος της σύζευξης μεταξύ των ταλαντωτών καθορίζονταν από τη γεωμετρία του δικτύου δηλαδή τη σχετική θέση των ηλεκτροδίων. Η σύζευξη των ηλεκτροδίων είχε ως αποτέλεσμα τον συγχρονισμό της δυναμικής απόκρισης και τον διαχωρισμό των ταλαντωτών σε ομάδες.

Η ηλεκτρική απόκριση του ηλεκτροχημικού δικτύου διαβιβάστηκε σε ένα ειδικά σχεδιασμένο ρομποτικό μηχανικό σύστημα. Ως αποτέλεσμα το ρομποτικό σύστημα είχε τη δυνατότητα να εκτελέσει τέσσερα είδη κίνησης:

- (α) καλπασμό
- (β) αναπήδηση
- (γ) βηματισμό τύπου A και
- (δ) βηματισμό τύπου B.

Συμπερασματικά, απλά ηλεκτροχημικά δίκτυα αποτελούμενα από αυτόνομους ταλαντωτές έχουν τη δυνατότητα να λειτουργήσουν ως CPG και να καθορίσουν τη ρυθμική κίνηση απλών μηχανικών συστημάτων.

Περιεχόμενα

1. Εισαγωγή.....	1
2. Κίνηση και νευροφυσιολογικά δίκτυα.....	5
3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας.....	9
3.1 Ηλεκτρικές ιδιότητες νευρικών κυττάρων	9
3.2 Αισθητικά συστήματα.....	22
4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα.....	25
4.1 Ηλεκτροχημεία του συστήματος.....	25
4.2 Δυναμική του συστήματος.....	35
5. Ρομποτικό σύστημα.....	47
6.Κίνηση μέσω ηλεκτροχημικών δικτύων.....	51
7. Συμπεράσματα.....	55
8. Αναφορές.....	57

1. Εισαγωγή

1. Εισαγωγή

Η ερμηνεία της κίνησης είναι ένα θέμα που απασχολεί την ανθρωπότητα από την αρχαιότητα. Οι αρχαίοι Έλληνες φυσικοί φιλόσοφοι ενδιαφέρθηκαν για τη μηχανική της κίνησης των ζώων και του ανθρώπου.

Ο Αριστοτέλης (384-322 π.Χ.) όχι άδικα έχει χαρακτηριστεί και σαν ιδρυτής της επιστήμης της βιολογίας από τον Armand Marie Leoi καθηγητή της εξελεγκτικής βιολογίας του πανεπιστημίου Imperial του Λονδίνου.

Στα έργα του περιλαμβάνει την περιγραφή των φαινομένων της ζωής κάθε μορφής ζώων, ανατομικές περιγραφές πολλών ζώων κ.α. [Αριστοτέλης, 1994]. Οι περιγραφές αυτές (όπως για τους τέσσερις θαλάμους του στομάχου των μηρυκαστικών) δείχνουν ότι είχε εκτελέσει ανατομίες. Κατατάσσει τα ζώα σε «έναίμα» και «άναίμα». Γνωρίζει ότι τα κήτη πρέπει να κατατάσσονται στα θηλαστικά, αλλά δε γνωρίζει το νευρικό σύστημα και την αξία του εγκεφάλου. Ως κέντρο του ζώου θεωρεί την καρδιά.

Σύμφωνα λοιπόν με τη θεωρία του εκείνο που κινείται αλλά δεν έχει από τη φύση του την ικανότητα να κινεί, μπορεί να πάσχει από μια δύναμη έξω από αυτό, ενώ εκείνο που κινεί πρέπει να έχει κάποια δύναμη και ισχύ. Έτσι όλα τα ζώα φαίνεται να έχουν σύμφυτο πνεύμα το οποίο βρίσκεται στη καρδιά και ασκούν την ισχύ τους χάρη σε αυτό.

Πιο συγκεκριμένα στο έργο του περί πορείας ζώων και πρι ζώων κινήσεως ανέπτυξε κάποιες αρχές της κίνησης βασιζόμενος τόσο στις παρατηρήσεις του άλλα και σε λογικούς συλλογισμούς. Έτσι όχι μονό παρατήρησε και κατέγραψε την ποικιλία κινήσεων που υπάρχει στη φύση αλλά ασχολήθηκε και με αυτό που σήμερα ονομάζουμε βαθμούς ελευθερίας αναλύοντας και αποδεικνύοντας ότι για να περπατήσουν τα ζώα χρειάζεται ένας σωστός συντονισμός πολλαπλών βαθμών ελευθερίας.

Από την αρχαιότητα και τον Αριστοτέλη ως στον 21 αιώνα την νευροεπιστήμη και τη ρομποτική, οι επιστήμονες προσπαθούν να ερμηνεύσουν και να μιμηθούν τις κινήσεις που παρατηρούνται στην φύση και όχι μόνο.

1. Εισαγωγή

Η μετακίνηση πολλών βιολογικών συστημάτων βασίζεται στην ρυθμική κίνηση των άκρων τους, τα οποία ελέγχονται από το νευρικό σύστημα. Η ύπαρξη νευρικών ρυθμών είναι ένα αδιαμφισβήτητο φαινόμενο άλλα ο ακριβής τους ρόλος και η λειτουργικότητα τους στους ζωντανούς οργανισμούς παραμένει ανοικτό πρόβλημα. Η συχνότητα και η διαφορά φάσης των νευρικών σημάτων, τα οποία μεταφέρουν πληροφορίες σε συγκεκριμένα όργανα, πιθανόν να είναι τα πιο σημαντικά μεγέθη που καθορίζουν την απόκριση αυτών των οργάνων. Επιπλέον η κίνηση των ζωντανών οργανισμών πολύ συχνά ελέγχεται από Γεννήτριες Κεντρικού Προτύπου (Central Pattern Generator, CPG) δηλαδή από νευρικά δίκτυα που είναι ικανά να παράγουν ρυθμικά σήματα ακόμα και απουσία ανάδρασης.

Τα νευρικά σήματα είναι ηλεκτρικοί παλμοί που δημιουργούνται λόγω της κίνησης ιοντικών ρευμάτων διαμέσου της νευρικής κυτταρικής μεμβράνης τα οποία διαδίδονται κατά μήκος των νευρικών αξόνων. Τα νευρικά κύτταρα καθίστανται μέλη του νευρικού συστήματος ή συγκεκριμένων νευρικών κέντρων μέσω των συνάψεων οι οποίες επιτρέπουν την επικοινωνία και αλληλεπίδραση των νευρικών κυττάρων (νευρώνων). Η λειτουργία του νευρικού κυττάρου μπορεί να περιγραφεί σε ένα βαθμό ως μια καθαρά ηλεκτροχημική διεργασία η οποία συμβαίνει κατά τη διάρκεια της δημιουργίας και διάδοσης των νευρικών σημάτων. *Συνεπώς, μπορεί να υποτεθεί ότι εν γένει θα πρέπει να υπάρχουν ηλεκτροχημικά συστήματα τα οποία είναι ικανά να μιμηθούν την νευρική συμπεριφορά* [Amatore, 1998; Sadeghi, 2010a; Sadeghi, 2010b] .

Πραγματικά, μια κλάση ηλεκτροχημικών συστημάτων είναι ικανή να παράγει ηλεκτρικούς παλμούς υψηλής έντασης, είτε αυτόνομα είτε υπό την επίδραση διαταραχών, και συνεπώς τα συστήματα αυτά να φέρονται ως ταλαντωτές (oscillators) ή ως διεγέρσιμα συστήματα (excitators), αντίστοιχα. Τα ηλεκτροχημικά αυτά συστήματα έχουν την ικανότητα να επικοινωνούν μέσω του ηλεκτρολυτικού διαλύματος εφόσον βρίσκονται επαρκώς κοντά και με τον τρόπο αυτό να σχηματίζουν δίκτυα, τα οποία συγχρονίζονται. Επιπλέον ηλεκτροχημικά ταλαντούμενα δίκτυα έχουν την ικανότητα να δρουν ως μονάδες επεξεργασίας πληροφορίας και μονάδες αναγνώρισης προτύπων.

Ο σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη της δυνατότητας ηλεκτροχημικών ταλαντούμενων δικτύων να χρησιμοποιηθούν ως CPG. Η πρωτοτυπία της εργασίας αυτής βασίζεται στο γεγονός ότι

1. Εισαγωγή

ένα πραγματικό φυσικοχημικό πειραματικό σύστημα (το οποίο δρα ως νευρικό σύστημα ελέγχου) συνδυάζεται με ένα μηχανικό σύστημα το οποίο είναι ικανό να κινείται. Με το τρόπο αυτό μελετώνται τα είδη της τετράποδης μετακίνησης που προκύπτουν και ελέγχονται από ένα δίκτυο συζευγμένων ηλεκτροχημικών συστημάτων $\text{Fe} \mid 1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4 \mid \text{Cu}$, δηλαδή από ζεύγη ηλεκτροδίων σιδήρου (άνοδος) και χαλκού (κάθοδος) εμβαπτισμένα σε κοινό ηλεκτρολυτικό μέσο ($1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4$). Αυτό το σχετικά ευέλικτο σύστημα προσφέρει την δυνατότητα να δημιουργηθούν δίκτυα διαφορετικών γεωμετριών λόγω της απουσίας τρίτου ηλεκτροδίου (αναφοράς).

Στο Κεφ. 2 παρουσιάζεται η σχέση νευροφυσιολογικών δικτύων και κίνησης καθώς και ο ρόλος των CPG. Στο Κεφ. 3 παρουσιάζεται η σχέση ηλεκτροχημικών και νευροφυσιολογικών συστημάτων βάσει των φαινομένων που λαμβάνουν χώρα στην ηλεκτροδιακή διεπιφάνεια και στην κυτταρική μεμβράνη, αντίστοιχα. Στο Κεφ. 4 παρουσιάζεται η πειραματική απόκριση ηλεκτροχημικών δικτύων. Στο Κεφ. 5 περιγράφεται λεπτομερώς ένα ρομποτικό σύστημα που είναι ικανό να δέχεται πληροφορία από το ηλεκτροχημικό δίκτυο και να κινείται ανάλογα με την πληροφορία αυτή. Τέλος, στο Κεφ. 6 μελετώνται και καταγράφονται τα είδη της κίνησης που μπορεί να εκτελεί το ρομποτικό σύστημα που είναι συνδεδεμένο με ένα απλό ηλεκτροχημικό δίκτυο.

Αρχικά το ηλεκτροχημικό σύστημα μελετάται με ποτενσιοδυναμικές και ποτενσιοστατικές μεθόδους (γραμμική ανοδική σάρωση και χρονοαμπερομετρία) καθώς επίσης και με φασματοσκοπία ηλεκτροχημικής εμπέδησης, έτσι ώστε να προσδιοριστούν οι συνθήκες υπό τις οποίες το ηλεκτροχημικό σύστημα φέρεται ως αυτόνομος ταλαντωτής. Στη συνέχεια παρουσιάζεται η απόκριση του ηλεκτροχημικού δικτύου υπό διαφορετικές γεωμετρίες, δηλαδή διαφορετικές σχετικές θέσεις των ηλεκτροδίων κατά την εμβάπτιση τους στο ηλεκτρολυτικό διάλυμα. Το ρομποτικό σύστημα που παρουσιάζεται στο Κεφ. 5 αποτελεί μια πρωτότυπη μηχανική κατασκευή η οποία αποτελείται από 4 ηλεκτρικούς κινητήρες που μεταφέρουν κίνηση σε 4 ανεξάρτητους τροχούς. Η ανεξαρτησία της κίνησης του ρομποτικού συστήματος προς τα εμπρός - πίσω και προς τα δεξιά - αριστερά διασφαλίζεται από ένα ειδικά σχεδιασμένο σασί. Τέλος παρουσιάζονται τα είδη της τετράποδης μετακίνησης που προκύπτουν από τη σύνδεση του ηλεκτροχημικού δικτύου με το ρομποτικό σύστημα (Κεφ. 6). Τα είδη αυτά είναι:

1. Εισαγωγή

(α) καλπασμός

(β) αναπήδηση

(γ) βηματισμός τύπου Α και

(δ) βηματισμός τύπου Β.

2. Κίνηση και νευροφυσιολογικά δίκτυα

Οι κινήσεις των έμβιων όντων μπορούν να χωρισθούν σε ορισμένες γενικές κατηγορίες [Kandel, 2009]:

- (α) Ανακλαστικές κινήσεις
- (β) Κινήσεις καθορισμένης λειτουργίας
- (γ) Ρυθμικές κινήσεις
- (δ) Κατευθυνόμενες κινήσεις

Το απλούστερο είδος κίνησης είναι οι ανακλαστικές κινήσεις (ανοιγόκλειμα των ματιών, ανακλαστική κίνηση γονάτου) οι οποίες είναι ακούσιες στερεότυπες και εξαρτώνται από τα εξωτερικά ερεθίσματα. Προκειμένου να επιτευχθούν οι κινήσεις αυτές το ερέθισμα θα πρέπει να είναι αρκετά μεγάλο ώστε να ενεργοποιήσει το ανάλογο αισθητήριο κέντρο. Μία άλλη κατηγορία κινήσεων είναι αυτές έχουν καθορισμένη λειτουργία (φτέρνισμα, οργασμός) οι οποίες είναι ακούσιες και στερεότυπες αλλά προκειμένου να επιτευχθούν θα πρέπει το ερέθισμα να ξεπεράσει ένα συγκεκριμένο κατώφλι. Οι ρυθμικές μηχανικές κινήσεις (βάδισμα, αναπνοή) είναι στερεότυπες αλλά πεπλεγμένες κινήσεις οι οποίες υπόκεινται σε εκούσιο έλεγχο. Τέλος οι κατευθυνόμενες κινήσεις (έκταση άκρων) είναι εκούσιες και πεπλεγμένες και γενικά δεν είναι ούτε στερεότυπες ούτε ρυθμικές.

Οι ρυθμικές μηχανικές κινήσεις αποτελούν ένα σημαντικό μέρος της συμπεριφοράς των έμβιων οργανισμών. Σε αντίθεση με τις ανακλαστικές κινήσεις είναι πεπλεγμένες αλλά παρόλα αυτά στερεότυπες δηλαδή διαφέρουν από τις κατευθυνόμενες κινήσεις. Επίσης, εξ ορισμού είναι επαναλαμβανόμενες. Είναι γενικά αποδεκτό ότι ο ρυθμός των ρυθμικών μηχανικών κινήσεων παράγεται από νευρωνικά δίκτυα που ονομάζονται Γεννήτριες Κεντρικού Προτύπου (Central Pattern Generators, CPG) [Hooper, 2001; Ijspeert, 2000; Ijspeert, 2005; Cohen, 1987; Copell, 1988; Sigvardt, 1992; Taga, 1988].

Οι CPG είναι νευρωνικά δίκτυα τα οποία παράγουν συγκεκριμένα ρυθμικά πρότυπα χωρίς να υπάρχει ανάγκη αισθητήριου που να αντιλαμβάνεται ρυθμούς και χωρίς να είναι απαραίτητη η

2. Κίνηση και νευροφυσιολογικά δίκτυα

ύπαρξη εξωτερικού ερεθίσματος. Η ύπαρξη CPG έχει επαληθευτεί πειραματικά καθώς σε μεγάλη ποικιλία ζωντανών οργανισμών νευρικά κέντρα που έχουν απομονωθεί από εξωτερικά ερεθίσματα συνεχίζουν να παράγουν ρυθμικούς παλμούς. Επίσης έχει επιβεβαιωθεί ότι η παραγωγή ρυθμικών προτύπων δεν εξαρτάται από το συνολικό νευρικό σύστημα αλλά από σχετικά μικρά και αυτόνομα νευρικά δίκτυα.

Η δίποδη και τετράποδη μετακίνηση καθώς και η κίνηση μέσα στο νερό έχει αποδειχθεί ότι καθορίζεται από την ύπαρξη CPG. Φυσικά, η μετακίνηση αυτή εξαρτάται από εξωτερικά ερεθίσματα καθώς και από τις μηχανικές ιδιότητες των κινούμενων άκρων. Παρόλα αυτά υπάρχει ένδειξη ότι τα άκρα μπορούν να κινηθούν ακόμα και ανεξάρτητα από τα εξωτερικά ερεθίσματα. Αυτό σημαίνει ότι η κίνηση των άκρων μπορεί να καθοριστεί από την CPG. Ο συγχρονισμός των άκρων επιτυγχάνεται από την αλληλεπίδραση (σύζευξη) των επιμέρους CPG. Συνεπώς, η κίνηση των έμβιων οργανισμών καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό τόσο από τις ιδιότητες μεμονωμένων CPG όσο και από την αλληλεπίδραση τους. Δεδομένου ότι η CPG μπορεί να θεωρηθεί ως ένας αυτόνομος ταλαντωτής που παράγει ένα καθορισμένο ρυθμό, η ρυθμική κίνηση θα καθορίζεται τόσο από τις ιδιότητες του ταλαντωτή όσο και από τις ιδιότητες του δικτύου που σχηματίζει καθώς αλληλεπιδρά με άλλους ταλαντωτές.

Καθώς οι έμβιοι οργανισμοί αναπτύσσονται παρατηρούνται αλλαγές στις ρυθμικές κινήσεις που μπορούν να παράξουν. Για παράδειγμα, το ανθρώπινο είδος αρχικά μπουσουλάει, μετά περπατάει και αργότερα τρέχει. Επίσης το ανθρώπινο είδος μπορεί να μάθει εύκολα νέες ρυθμικές κινήσεις (π.χ. κολύμβηση, χορός) οι οποίες από τη στιγμή που θα εμπεδωθούν λειτουργούν αυτόματα. Οι μελέτες που έχουν γίνει αποδεικνύουν ότι:

- (α) Η ανάπτυξη της CPG δεν απαιτεί εξωτερικό μηχανικό ερέθισμα.
- (β) Νέες ρυθμικές κινήσεις προκύπτουν ως τροποποιήσεις των CPG που παρήγαγαν προηγούμενα απλούστερα είδη κίνησης
- (γ) Η δυνατότητα παραγωγής ρυθμικών κινήσεων των πρώτων σταδίων της ανάπτυξης των οργανισμών δεν χάνεται καθώς το έμβιο ον ωριμάζει.

Τα δεδομένα αυτά υποδηλώνουν ότι οι βασικές ιδιότητες της CPG προϋπάρχουν ενώ η δυνατότητα παραγωγής νέων ρυθμών από το ίδιο CPG συμβαίνει λόγω της αύξησης της πολυπλοκότητας των

2. Κίνηση και νευροφυσιολογικά δίκτυα

επιμέρους μερών του δικτύου που αποτελεί το CPG και των αλληλεπιδράσεων μεταξύ τους.

Στην εργασία αυτή θα κατασκευασθεί ένα απλό ηλεκτροχημικό δίκτυο το οποίο έχει επαρκή πολυπλοκότητα ώστε να φέρεται ως CPG παράγοντας συγκεκριμένα ρυθμικά πρότυπα. Το δίκτυο αυτό θα αποτελείται από έναν αριθμό ηλεκτροχημικών ταλαντωτών οι οποίοι προσομοιάζουν τη λειτουργία νευρικών κυττάρων για τους λόγους που θα αναφερθούν στο Κεφ. 3. Κάθε ηλεκτροχημικός ταλαντωτής θα παράγει αυτόνομους ηλεκτρικούς παλμούς και θα είναι συζευγμένος με τους γειτονικούς του. Κατ' αυτό το τρόπο το δίκτυο των ηλεκτροχημικών ταλαντωτών (CPG) θα παράγει ρυθμικά πρότυπα που θα καθορίζονται τόσο από τη φύση του κάθε ηλεκτροχημικού ταλαντωτή όσο και από το είδος της σύζευξης μεταξύ τους.

2. Κίνηση και νευροφυσιολογικά δίκτυα

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

3.1 Ηλεκτρικές ιδιότητες νευρικών κυττάρων

Όλες οι κρίσιμες λειτουργίες του εγκεφάλου που έχουν σχέση με τη μετάδοση σημάτων – η επεξεργασία αισθητικών πληροφοριών, ο προγραμματισμός κινητικών και συναισθηματικών αποκρίσεων, η μάθηση και η μνήμη - πραγματοποιούνται από διασυνδεδεμένα (συζευγμένα) σύνολα νευρώνων. Προκειμένου να παραχθεί μια συμπεριφορά, κάθε αισθητικό και κινητικό νευρικό κύτταρο που συμμετέχει δημιουργεί, με τη σειρά, τέσσερις τύπους σημάτων σε διαφορετικά σημεία του κυττάρου:

- (α) Ένα σήμα εισόδου
- (β) Ένα σήμα ολοκλήρωσης (εκκίνησης)
- (γ) Ένα σήμα αγωγής και
- (δ) Ένα σήμα εξόδου

Ανεξαρτήτως μεγέθους, σχήματος, βιοχημείας διαβιβαστή ή λειτουργίας, σχεδόν όλοι οι νευρώνες είναι δυνατόν να περιγραφούν με έναν νευρώνα-μοντέλο που έχει τέσσερις λειτουργικές περιοχές: ένα τοπικό στοιχείο εισόδου (υποδοχής), ένα στοιχείο ολοκλήρωσης (εκκίνησης), ένα στοιχείο αγωγής (μετάδοσης) και ένα στοιχείο εξόδου (έκκρισης) του σήματος. Για να κατανοήσουμε πώς παράγονται οι τέσσερις τύποι σημάτων, ο ένας μετά τον άλλο, πρέπει πρώτα να εξοικειωθούμε με τις ηλεκτρικές ιδιότητες της κυτταρικής μεμβράνης [Kandel, 2009; Dayan, 2001].

Οι νευρώνες διατηρούν μια διαφορά ηλεκτρικού φορτίου της τάξης των 65mV κατά μήκος της κυτταρικής μεμβράνης τους. Η διαφορά αυτή ονομάζεται δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης. Δημιουργείται από την άνιση κατανομή ιόντων νατρίου, καλίου και χλωρίου, καθώς και οργανικών ανιόντων εκατέρωθεν της κυτταρικής μεμβράνης, αφ' ενός, και λόγω της επιλεκτικής διαπερατότητας της μεμβράνης από το κάλιο, αφετέρου. Αυτοί οι δύο παράγοντες δρουν σε συνδυασμό, προκειμένου να καταστήσουν το εσωτερικό περιβάλλον της κυτταρικής μεμβράνης αρνητικά φορτισμένο σε σχέση με το εξωτερικό. Επειδή το δυναμικό στο εξωτερικό περιβάλλον της μεμβράνης ορίζεται αυθαίρετα ως μηδενικό, λέμε ότι το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης είναι -65mV . Σε διάφορα νευρικά κύτταρα, το δυναμικό ηρεμίας μπορεί να κυμαίνεται από περίπου -40

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

έως -80 mV .

Η άνιση κατανομή ιόντων διατηρείται με μια ειδική μεμβρανική πρωτεΐνη, η οποία λειτουργεί ως αντλία, μεταφέροντας νάτριο έξω από το κύτταρο και κάλιο μέσα σε αυτό. Αυτή η αντλία νατρίου-καλίου διατηρεί στο εσωτερικό του κυττάρου τη συγκέντρωση του νατρίου χαμηλή (10 περίπου φορές χαμηλότερη από ότι στο εξωτερικό περιβάλλον του) και τη συγκέντρωση του καλίου υψηλή (20 περίπου φορές υψηλότερη από ότι στο εξωτερικό περιβάλλον του). Το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης οφείλεται σε δύο ιδιότητες του κυττάρου:

- (α) στις διαφορές συγκέντρωσης που δημιουργεί η αντλία νατρίου-καλίου και
- (β) στην υψηλή διαπερατότητα της μεμβράνης (σε κατάσταση ηρεμίας) από το κάλιο και στη σχετικά χαμηλή διαπερατότητα της από νάτριο.

Εξαιτίας της υψηλής συγκέντρωσης του στο εσωτερικό του κυττάρου, το κάλιο τείνει να βγει από το κύτταρο υπό την επίδραση της διαφοράς συγκέντρωσης. Καθώς το κάλιο, ένα θετικά φορτισμένο ιόν, διαφεύγει στο εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου, αφήνει ένα νέφος μη εξουδετερωμένου αρνητικού φορτίου στην εσωτερική επιφάνεια της μεμβράνης, με αποτέλεσμα να καθίσταται η μεμβράνη πιο ηλεκτροαρνητική στο εσωτερικό του κυττάρου (κατά 65mV περίπου) από ότι στο εξωτερικό περιβάλλον του.

Τα κύτταρα που είναι δυνατόν να διεγερθούν, όπως είναι τα νευρικά και τα μυϊκά κύτταρα, διαφέρουν από άλλα κύτταρα, διότι το δυναμικό ηρεμίας τους μπορεί να μεταβληθεί σημαντικά και, επομένως, να λειτουργήσει ως μηχανισμός μετάδοσης σημάτων. Μια μείωση του δυναμικού της μεμβράνης ενός νευρικού κυττάρου κατά 10mV (στα -55mV) προκαλεί την έναρξη ενός δυναμικού ενέργειας (action potential), το οποίο μηδενίζει παροδικά και στη συνέχεια αναστρέφει το δυναμικό της μεμβράνης. Το δυναμικό ενέργειας συνίσταται σε μια μικρή ηλεκτρική αλλαγή αλλαγή που μεταδίδεται κατά μήκος του νευράξονα, κατά τη διάρκεια της αναστροφής αυτής της μεμβρανικής διαπερατότητας, και είναι εκείνο το οποίο αποτελεί το σήμα αγωγής του νευρώνα. Κατά τη διάρκεια του δυναμικού ενέργειας, η μεμβράνη του νευρικού κυττάρου γίνεται, ξαφνικά, έντονα διαπερατή από το νάτριο. Έπειτα από λίγο, η μεμβράνη επιστρέφει στην κατάσταση ηρεμίας, με το φυσιολογικό διαχωρισμό φορτίων και την υψηλή διαπερατότητα της από το κάλιο.

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

Το δυναμικό ενέργειας αναγεννάται κατά κανονικά διαστήματα καθώς οδεύει κατά μήκος του νευράξονα. Επομένως, το εύρος του δυναμικού ενέργειας στο σημείο προορισμού του παραμένει το ίδιο με αυτό που ήταν κατά την έναρξη του σήματος. Τα νευρικά κύτταρα παράγουν επίσης τοπικά σήματα, όπως είναι τα δυναμικά υποδοχέα και τα συναπτικά δυναμικά, τα οποία συνήθως σβήνουν σε απόσταση μόλις λίγων χιλιοστών. Και τα δύο είδη σημάτων – δυναμικά ενέργειας και τοπικά σήματα – προέρχονται από διαταραχές της ισορροπίας της μεμβράνης, οι οποίες προκαλούν αύξηση ή μείωση του δυναμικού μεμβράνης σε σχέση με το δυναμικό ηρεμίας. Επομένως, το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης αποτελεί τη βάση αναφοράς για την έκφραση όλων των άλλων σημάτων, τοπικών και μεταδιδόμενων. Μια αύξηση του δυναμικού μεμβράνης (π.χ. από περίπου -65 σε -75mV) ονομάζεται υπερπόλωση. Μια μείωση (π.χ. από -65 σε -55mV) ονομάζεται εκπόλωση. Η υπερπόλωση ενός κυττάρου καθιστά λιγότερο πιθανή τη γένεση σήματος διαβιβαστή (δυναμικό ενέργειας) και είναι συνεπώς, ανασταλτική. Η εκπόλωση αυξάνει την ικανότητα του κυττάρου να δημιουργήσει δυναμικό ενέργειας και συνεπώς είναι διεγερτική.

Η ροή πληροφοριών στο εσωτερικό των νευρώνων και μεταξύ τους επιτυγχάνεται μέσω ηλεκτρικών και χημικών σημάτων. Η μετάδοση ηλεκτρικών σημάτων είναι πάρα πολύ σημαντική για την ταχεία μεταφορά πληροφοριών σε μεγάλες αποστάσεις. Όλα τα ηλεκτρικά σήματα – δυναμικά υποδοχέων, συναπτικά δυναμικά και δυναμικά ενέργειας - παράγονται από παροδικές μεταβολές της ροής ρεύματος προς το εσωτερικό του κυττάρου και το εξωτερικό περιβάλλον του, μεταβολές οι οποίες έχουν ως αποτέλεσμα την απόκλιση του ηλεκτρικού δυναμικού εκατέρωθεν της μεμβράνης από την τιμή ηρεμίας.

Η ροή ρεύματος προς το εσωτερικό του κυττάρου και το εξωτερικό περιβάλλον του ελέγχεται από διαύλους ιόντων (ιοντικά κανάλια), που εντοπίζονται στην κυτταρική μεμβράνη. Οι μεμβράνες έχουν δύο είδη διαύλων ιόντων: διαύλους εν ηρεμία είναι συνήθως και ελεγχόμενους διαύλους. Οι διάυλοι εν ηρεμία είναι συνήθως ανοιχτοί και δεν επηρεάζονται σημαντικά από εξωγενείς παράγοντες, όπως είναι το δυναμικό μεμβράνης. Οι διάυλοι αυτοί είναι σημαντικοί κυρίως για τη διατήρηση του δυναμικού ηρεμίας, δηλαδή του ηλεκτρικού δυναμικού εκατέρωθεν της μεμβράνης όταν αυτή δε λαμβάνει σήματα. Αντιθέτως, οι ελεγχόμενοι διάυλοι ανοίγουν και κλείνουν, αποκρινόμενοι σε διάφορα σήματα. Η πλειονότητα των διαύλων αυτών είναι κλειστοί όταν η μεμβράνη βρίσκεται σε ηρεμία, και το άνοιγμά τους ρυθμίζεται από μεταβολές του δυναμικού μεμβράνης, πρόσδεση προσδεμάτων και διάταση μεμβράνης.

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

Κάθε νευρώνας έχει ένα λεπτό νέφος θετικών και αρνητικών ιόντων, το οποίο περιβάλλει την εσωτερική και την εξωτερική πλευρά της κυτταρικής μεμβράνης. Σε έναν νευρώνα εν ηρεμία εμφανίζεται περίσσεια θετικών φορτίων στο εξωτερικό περιβάλλον της μεμβράνης και περίσσεια αρνητικών φορτίων στο εσωτερικό του. Αυτή η κατανομή φορτίων διατηρείται, διότι τα ιόντα δεν μπορούν να κινηθούν ελεύθερα δια μέσου της της λιπιδικής διπλοστοιβάδας της μεμβράνης. Η κατανομή φορτίων προκαλεί διαφορά ηλεκτρικού δυναμικού, δηλαδή ηλεκτρική τάση, εκατέρωθεν της μεμβράνης, η οποία ονομάζεται δυναμικό μεμβράνης. Το δυναμικό μεμβράνης (V_m) ορίζεται ως

$$V_m = V_i - V_o \quad (3.1)$$

όπου V_i είναι το δυναμικό στο εσωτερικό του κυττάρου και V_o είναι το δυναμικό έξω από αυτό.

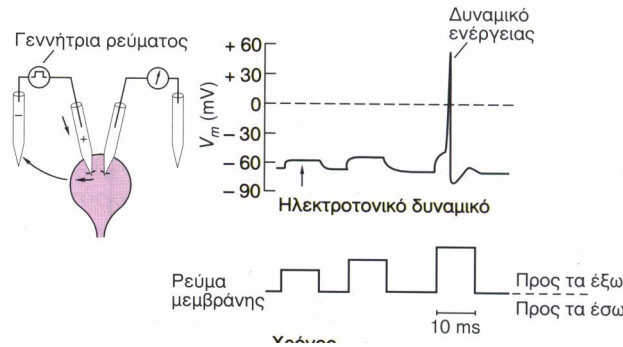
Το δυναμικό μεμβράνης ενός κυττάρου εν ηρεμία ονομάζεται δυναμικό ηρεμίας. Δεδομένου ότι το δυναμικό έξω από το κύτταρο ορίζεται κατά συνθήκη ως μηδενικό, το δυναμικό ηρεμίας (V_R) είναι αρνητικό. Η συνήθης τιμή του είναι περίπου -60 έως -70 mV. Όλα τα ηλεκτρικά σήματα είναι αποτέλεσμα βραχειών αλλαγών του δυναμικού ηρεμίας, οι οποίες οφείλονται σε μεταβολές της ροής ηλεκτρικού ρεύματος εκατέρωθεν της κυτταρικής μεμβράνης.

Το ρεύμα που ρέει προς το εσωτερικό του κυττάρου και το εξωτερικό περιβάλλον του μεταφέρεται από ιόντα, φορτισμένα θετικώς (κατιόντα) ή αρνητικώς (ανιόντα), τα οποία μετακινούνται δια μέσου των διαύλων ιόντων της κυτταρικής μεμβράνης. Η κατεύθυνση της ροής ρεύματος ορίζεται κατά συνθήκη ως κατεύθυνση της καθαρής μετατόπισης θετικού φορτίου. Έτσι, σε ένα διάλυμα ιόντων, τα κατιόντα κινούνται σύμφωνα με την κατεύθυνση του ρεύματος και τα ανιόντα προς την αντίθετη κατεύθυνση. Όποτε υπάρχει καθαρή ροή κατιόντων ή ανιόντων προς το εσωτερικό του κυττάρου ή προς το εξωτερικό περιβάλλον του, η κατανομή των φορτίων εκατέρωθεν της μεμβράνης εν ηρεμία διαταράσσεται, με αποτέλεσμα τη μεταβολή της πόλωσης της μεμβράνης. Η μείωση της κατανομής των φορτίων, η οποία προκαλεί την εμφάνιση μικρότερου αρνητικού δυναμικού μεμβράνης, ονομάζεται εκπόλωση, Σχ. 3.1(α). Μια αύξηση της κατανομής φορτίων, η οποία οδηγεί σε μεγαλύτερο αρνητικό δυναμικό μεμβράνης ονομάζεται υπερπόλωση, Σχ. 3.1(β). Οι παθητικές αποκρίσεις της μεμβράνης στη ροή ρεύματος, οι οποίες δεν οδηγούν στο άνοιγμα των ελεγχόμενων διαύλων ιόντων, ονομάζονται ηλεκτρονικά δυναμικά. Οι υπερπολωτικές αποκρίσεις

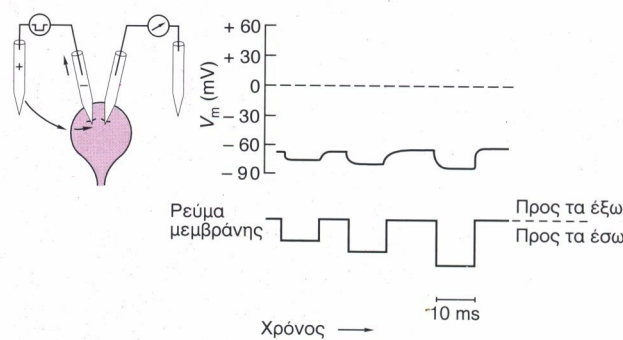
3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

είναι παθητικές, όπως και οι μικρού εύρους εκπολώσεις. Ωστόσο, υπάρχει ένα κρίσιμο επίπεδο εκπόλωσης, ο ουδός ή κατώφλι, στο οποίο το κύτταρο αποκρίνεται με ενεργό τρόπο: η απόκριση περιλαμβάνει το άνοιγμα των τασεοελεγχόμενων διαύλων ιόντων, που είναι ικανό να προκαλέσει την εμφάνιση ενός δυναμικού ενέργειας, σύμφωνα με την αρχή του όλον ή ουδέν.

(α)



(β)



Σχήμα 3.1: (α) Εκπόλωση και (β) υπερπόλωση της κυτταρικής μεμβράνης.

Το δυναμικό ηρεμίας καθορίζεται από εν ηρεμία διαύλους ιόντων. Κανένα συγκεκριμένο είδος ιόντος δεν κατανέμεται ομοιόμορφα εκατέρωθεν της κυτταρικής μεμβράνης των νευρώνων. Από τα τέσσερα συνηθέστερα είδη ιόντων που απαντούν εκατέρωθεν της κυτταρικής μεμβράνης, το Na^+ και το Cl^- βρίσκονται σε αυξημένη συγκέντρωση στο εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου, ενώ το K^+ και τα οργανικά ανιόντα (A^-) βρίσκονται σε αυξημένη συγκέντρωση στο εσωτερικό του κυττάρου. Τα οργανικά ανιόντα είναι κυρίως αμινοξέα και πρωτεΐνες.

Η συνολική επιλεκτικότητα μιας μεμβράνης για επιμέρους είδη ιόντων καθορίζεται από τις σχετικές αναλογίες των διαφόρων τύπων διαύλων ιόντων που έχει. Η απλούστερη περίπτωση είναι η περίπτωση νευρογλοιακών κυττάρων. Οι περισσότεροι διάυλοι εν ηρεμία στη μεμβράνη του

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

νευρογλοιακού κυττάρου είναι διαπερατοί μόνο από K^+ , με αποτέλεσμα το νευρογλοιακό κύτταρο να είναι διαπερατό σχεδόν αποκλειστικά από το K^+ . Ένα νευρογλοιακό κύτταρο παρουσιάζει αυξημένη ενδοκυτταρική συγκέντρωση K^+ και αρνητικώς φορισμένων οργανικών ιόντων, καθώς και αυξημένη εξοκυτταρική συγκέντρωση Na^+ και Cl^- .

Δεδομένου ότι η ενδοκυτταρική συγκέντρωση K^+ είναι μεγάλη και επειδή τα νευρογλοιακά κύτταρα είναι επιλεκτικώς διαπερατά από το ιόν αυτό, τα K^+ , έχουν την τάση να διαχέονται από το εσωτερικό του κυττάρου προς το εξωτερικό περιβάλλον του, ακολουθώντας την κλίση συγκέντρωσης τους. Το αποτέλεσμα είναι ότι στο εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου συσσωρεύεται θετικό φορτίο (που οφείλεται στη μικρή περίσσεια K^+), ενώ στο εσωτερικό του συσσωρεύεται αρνητικό φορτίο (λόγω του ελλείμματος K^+ και της επακόλουθης υπεροχής ανιόντων). Δεδομένου ότι τα αντίθετα φορτία έλκονται, το θετικό εξωτερικό φορτίο και το αρνητικό εσωτερικό φορτίο συγκεντρώνονται τοπικά εκατέρωθεν της μεμβράνης.

Εν τούτοις, η διάχυση K^+ προς το εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου αυτοπεριορίζεται. Η άνιση κατανομή φορτίων, η οποία οφείλεται στη διάχυση K^+ , δημιουργεί μια διαφορά ηλεκτρικού δυναμικού: θετικό στο εξωτερικό, αρνητικό στο εσωτερικό. Όσο περισσότερο τα K^+ εξακολουθούν να ρέουν προς τα έξω, τόσο περισσότερο διαχωρίζονται τα φορτία και αυξάνεται η διαφορά δυναμικού. Η ηλεκτρική δύναμη που δημιουργείται από τη συσσώρευση του δυναμικού αυτού παρεμποδίζει την περαιτέρω προς τα έξω μετακίνηση των K^+ . Σε κάποιο δυναμικό, η ηλεκτρική δύναμη που οφείλεται στο διαχωρισμό των φορτίων εξισώνεται με την αντιθέτως κατευθυνόμενη χημική δύναμη (την κλίση συγκέντρωσης) και δεν υπάρχει πλέον καθαρή ροή K^+ . Το δυναμικό αυτό ονομάζεται δυναμικό ισορροπίας καλίου.

Σε ένα κύτταρο διαπερατό αποκλειστικά από το K^+ , το δυναμικό ισορροπίας ιόντων καλίου καθορίζει το δυναμικό ηρεμίας, που είναι $-75mV$, στα περισσότερα νευρογλοιακά κύτταρα. Το δυναμικό μεμβράνης στο οποίο τα K^+ βρίσκονται σε ισορροπία εκατέρωθεν της μεμβράνης μπορεί να υπολογισθεί με τη βοήθεια της εξίσωσης του Nernst:

$$E_K = RT/zF \ln([K^+]_o/[K^+]_i) \quad (3.2)$$

Αντίθετα με τα νευρογλοιακά κύτταρα οι νευρώνες εν ηρεμία είναι διαπερατοί τόσο από τα K^+ όσο

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

και από τα Na^+ και Cl^- . Από τα άφθονα είδη ιόντων που απαντούν στους νευρώνες, μόνο τα ογκώδη οργανικά ανιόντα (A^-), όπως είναι τα αμινοξέα και οι πρωτεΐνες δεν μπορούν να διαπεράσουν την κυτταρική μεμβράνη.

Οι νευρώνες εν ηρεμία οι οποίοι διαθέτουν διαύλους Na^+ στη μεμβράνη, την καθιστούν ελαφρώς διαπερατή από το Na^+ . Δύο δυνάμεις ασκούνται πάνω στο Na^+ για να το οδηγήσουν στο εσωτερικό του κυττάρου. Πρώτον, το Na^+ βρίσκεται σε μεγαλύτερη συγκέντρωση στο εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου παρά στο εσωτερικό του και, επομένως, τείνει να εισρεύσει στο κύτταρο, ακολουθώντας την κλίση συγκέντρωσης του. Δεύτερον, το Na^+ ωθείται στο εσωτερικό του κυττάρου από την αρνητική διαφορά ηλεκτρικού δυναμικού εκατέρωθεν της μεμβράνης.

Η εισροή Na^+ εκπολώνει το κύτταρο, διότι αποτελεί εισροή θετικού φορτίου. Ωστόσο, αυτή η εκπόλωση προκαλεί ελάχιστη απόκλιση του δυναμικού μεμβράνης από το δυναμικό ισορροπίας του K^+ , το οποίο δεν προσεγγίζει την τιμή του δυναμικού ισορροπίας Na^+ , που είναι +55mV. Αυτό οφείλεται στο ότι υπάρχουν πολύ περισσότεροι εν ηρεμία διάυλοι K^+ παρά διάυλοι Na^+ στη μεμβράνη. Μόλις το δυναμικό μεμβράνης αρχίσει να εκπολώνεται από την τιμή του δυναμικού ισορροπίας K^+ , η ροή K^+ αποκλίνει από την ισορροπία εκατέρωθεν της μεμβράνης. Η μείωση της αρνητικής ηλεκτρικής δύναμης που ωθεί τα K^+ στο εσωτερικό του κυττάρου καταλήγει σε μία καθαρή εκροή K^+ από αυτό, εκροή η οποία τείνει να εξουδετερώσει την εισροή Na^+ .

Όσο περισσότερο εκπολώνεται το δυναμικό μεμβράνης και αποκλίνει από το δυναμικό ισορροπίας K^+ τόσο μεγαλύτερη γίνεται η ηλεκτροχημική δύναμη που ωθεί το K^+ προς το εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου και, επομένως, τόσο μεγαλύτερη είναι η εκροή K^+ . Τελικά, το δυναμικό μεμβράνης φθάνει σε ένα νέο δυναμικό ηρεμίας, στο οποίο η προς τα έξω μετακίνηση K^+ εξισορροπεί την προς τα έσω μετακίνηση Na^+ . Αυτό το σημείο ισορροπίας (συνήθως -60mV) απέχει πολύ από το δυναμικό ισορροπίας του Na^+ (+55mV) και είναι ελάχιστα πιο θετικό από το δυναμικό ισορροπίας του K^+ (-75mV).

Για να διατηρήσει το κύτταρο ένα σταθερό δυναμικό ηρεμίας, ο διαχωρισμός φορτίων εκατέρωθεν της μεμβράνης πρέπει να παραμένει σταθερός: η εισροή θετικού φορτίου πρέπει να εξισορροπείται από την εκροή θετικού φορτίου. Εάν η προς τα έσω και η προς τα έξω ροή δεν ήταν ίσες, τότε ο διαχωρισμός φορτίων εκατέρωθεν της μεμβράνης και, επομένως το δυναμικό μεμβράνης θα

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

μεταβάλλονταν συνεχώς. Η παθητική μετακίνηση K^+ προς το εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου δια μέσου των διαύλων εν ηρεμία εξισορροπεί την παθητική εισροή Na^+ στο κύτταρο. Εν τούτοις, αυτές οι μόνιμες διαρροές ιόντων δεν είναι δυνατόν να αφεθούν ελεύθερες για σημαντικά χρονικά διαστήματα, διότι οι κλίσεις συγκέντρωσης ιόντων (Na^+ και K^+) τελικά θα εξανεμίζονταν, μειώνοντας το δυναμικό ηρεμίας.

Ο διασκορπισμός των κλίσεων συγκέντρωσης αποτρέπεται από την αντλία νατρίου-καλίου, η οποία μετακινεί Na^+ και K^+ αντίθετα προς τη φορά των καθαρών ηλεκτροχημικών τους κλίσεων: εκβάλλει Na^+ από το κύτταρο και εισάγει K^+ . Κατά συνέπεια, η αντλία χρειάζεται ενέργεια για να λειτουργήσει. Η ενέργεια αυτή προέρχεται από την υδρόλυση του ATP. Έτσι, όταν το κύτταρο βρίσκεται στο δυναμικό ηρεμίας δεν είναι σε ισορροπία, αλλά μάλλον σε μια σταθερή κατάσταση: χρειάζεται κατανάλωση μεταβολικής ενέργειας, ώστε να διατηρηθούν οι κλίσεις συγκέντρωσης ιόντων εκατέρωθεν της μεμβράνης. Η ίδια η αντλία νατρίου-καλίου είναι μια μεγάλη διαμεμβρανική πρωτεΐνη, η οποία έχει καταλυτικές θέσεις πρόσδεσης για τα Na^+ και K^+ στην εξωκυτταρική επιφάνειά της.

Η αντλία εκβάλλει τρία Na^+ για κάθε δύο K^+ που εισάγει και γι'αυτό ονομάζεται ηλεκτροπαραγωγός, δημιουργεί, δηλαδή, ένα καθαρό προς τα έξω ιοντικό ρεύμα. Αυτή η προς τα έξω ροή θετικού φορτίου τείνει να υπερπολώσει τη μεμβράνη, οδηγώντας τη σε ένα νέο δυναμικό ηρεμίας. Όσο μεγαλύτερη είναι η υπερπόλωση τόσο μεγαλύτερη είναι η προς τα έξω ηλεκτροχημική δύναμη που ωθεί Na^+ προς το εσωτερικό του κυττάρου και τόσο μικρότερη είναι η δύναμη που ωθεί K^+ προς τα έξω. Υπάρχει, επομένως, μια καθαρή εισροή θετικού φορτίου δια μέσου των διαύλων εν ηρεμία. Στο νέο δυναμικό ηρεμίας, η καθαρή παθητική εισροή δια μέσου των διαύλων ιόντων εξισορροπεί ακριβώς την ενεργό εκροή, η οποία προκύπτει από τη λειτουργία της αντλίας. Η ισορροπία αυτή επέρχεται όταν τρία Na^+ διαχέονται προς το εσωτερικό του κυττάρου για κάθε δύο K^+ που διαχέονται προς το εξωτερικό περιβάλλον του. Για να επιτευχθεί η αναλογία τριών εισαγόμενων Na^+ προς δύο εξαγόμενα K^+ , το δυναμικό ηρεμίας ενός κυττάρου έχει μια ηλεκτροπαραγωγό αντλία σταθεροποιείται σε μια αρνητική τιμή συνήθως κατά λίγα mV μεγαλύτερη από ό,τι θα συνέβαινε εάν το κύτταρο είχε μια ηλεκτρικά ουδέτερη αντλία.

Στα κύτταρα που δεν έχουν διαύλους Cl^- , το δυναμικό ηρεμίας τελικώς καθορίζεται από τη ροή K^+ και Na^+ , διότι οι ενδοκυτταρικές συγκεντρώσεις τους σταθεροποιούνται από την αντλία νατρίου-

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

καλίου. Η ενδοκυτταρική συγκέντρωση Cl^- μπορεί να μεταβληθεί ελεύθερα, διότι εξαρτάται μόνον από παθητικές δυνάμεις (ηλεκτρικό δυναμικό και κλίση συγκέντρωσης). Επομένως, σε ένα κύτταρο που δεν έχει αντλία χλωρίου, τα Cl^- τείνουν προς μια ισορροπία εκατέρωθεν της μεμβράνης.

Στους νευρώνες που έχουν αντλία χλωρίου, η ενεργός μεταφορά έχει κατεύθυνση προς τα έξω, έτσι ώστε ο λόγος εξωκυτταρικών προς ενδοκυτταρικά Cl^- να είναι μεγαλύτερος από ό,τι θα ήταν εάν οφειλόταν μόνο στην παθητική διάχυση. Το αποτέλεσμα της αύξησης στην κλίση συγκέντρωσης Cl^- είναι ότι το σημείο ισορροπίας για τα ιόντα αυτά καθίσταται πιο αρνητικό από το δυναμικό ηρεμίας. Η διαφορά αυτή οδηγεί σε μια σταθερή προς τα έξω διαρροή Cl^- , η οποία εξισορροπείται δια της ενεργού εκβολής Cl^- από την αντλία.

Στο νευρικό κύτταρο εν ηρεμία, η σταθερή εκροή K^+ , εξισορροπείται από μια σταθερή εισροή K^+ έτσι ώστε το δυναμικό μεμβράνης να παραμένει σταθερό. Ωστόσο, η ισορροπία αυτή αλλάζει όταν η μεμβράνη εκπολώνεται πέρα από τον ουδό, δηλαδή για τη δημιουργία ενός δυναμικού ενέργειας. Μια παροδική εκπόλωση πέρα από τον ουδό, παραδείγματος χάριν, η οποία παράγεται από μια διεγερτική συναπτική ώση, προκαλεί την ταχεία διάνοιξη των τασεοελεγχόμενων διαύλων νατρίου. Η επακόλουθη αύξηση της διαπερατότητας της μεμβράνης από Na^+ έχει ως αποτέλεσμα η εισροή Na^+ να υπερβεί την εκροή K^+ . Αυτή η καθαρή εισροή θετικού φορτίου προκαλεί περαιτέρω εκπόλωση. Η αύξηση της εκπόλωσης προκαλεί το άνοιγμα περισσότερων τασεοελεγχόμενων διαύλων Na^+ , με αποτέλεσμα την ακόμη μεγαλύτερη εισροή θετικώς φορτισμένων Na^+ , η οποία επιταχύνει την εκπόλωση ακόμη περισσότερο.

Αυτός ο κύκλος θετικής ανάδρασης, ο οποίος επαναφορτίζει το κύτταρο εξελίσσεται κατά τρόπο εκρηκτικό και οδηγεί το δυναμικό μεμβράνης προς το δυναμικό ισορροπίας Na^+ , που είναι +55mV:

$$E_{\text{Na}} = RT/F \ln(\text{Na}_o/\text{Na}_i) \quad (3.3)$$

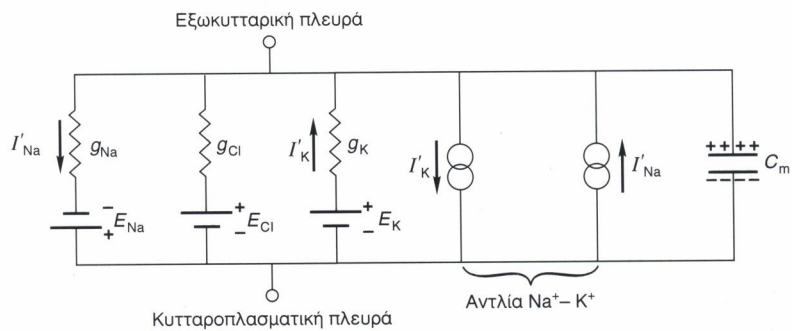
Ωστόσο, το δυναμικό μεμβράνης δεν φθάνει ποτέ ακριβώς στο σημείο αυτό, διότι η εκροή K^+ συνεχίζεται καθ'όλη τη διάρκεια της εκπόλωσης. Μια ελάχιστη διάχυση Cl^- προς το εσωτερικό του κυττάρου αντιδρά επίσης στην εκπολωτική τάση της εισροής Na^+ . Εν τούτοις, κατά τη φάση ανόδου του δυναμικού ενέργειας ανοίγουν τόσο πολλοί τασεοελεγχόμενοι δίαυλοι Na^+ παρά από το Cl^- ή από το K^+ . Στην αιχμή του δυναμικού ενέργειας, το δυναμικό μεμβράνης πλησιάζει το

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

δυναμικό ισορροπίας Na^+ , όπως ακριβώς στην κατάσταση ηρεμίας (όταν υπερτερεί η διαπερατότητα στα K^+) το δυναμικό μεμβράνης τείνει να πλησιάσει το δυναμικό ισορροπίας K^+ .

Το δυναμικό μεμβράνης θα παρέμενε επ'άοριστον σε αυτήν την υψηλή θετική τιμή, πλησίον του δυναμικού ισορροπίας Na^+ , εάν δεν υπήρχαν δύο διεργασίες που επαναπολώνουν τη μεμβράνη θέτοντας τέρμα στο δυναμικό ενέργειας. Πρώτον, καθώς η εκπόλωση συνεχίζεται, ο πληθυσμός ταυσεολεγχόμενων διαύλων Na^+ υφίσταται προοδευτική απενεργοποίηση. Δεύτερον, το καθυστερημένο άνοιγμα των ταυσεολεγχόμενων διαύλων K^+ προκαλεί προοδευτική αύξηση της εκροής K^+ . Αυτή η καθυστερημένη εκροή K^+ συνδυάζεται με τη μείωση της εισροής Na^+ , με αποτέλεσμα την καθαρή εκροή θετικού φορτίου από το κύτταρο, η οποία συνεχίζεται μέχρι την επαναπόλωση του στο δυναμικό ηρεμίας.

Ένα απλό μαθηματικό μοντέλο προερχόμενο από ηλεκτρικά κυκλώματα είναι χρήσιμο για την περιγραφή των τριών κρίσιμων στοιχείων τα οποία χρησιμοποιεί ο νευρώνας για τη μετάδοση ηλεκτρικών σημάτων – τους διαύλους ιόντων, τις κλίσεις συγκέντρωσης των ιόντων που παρεμβαίνουν και την ικανότητα της μεμβράνης να αποθηκεύει ηλεκτρικό φορτίο. Το μοντέλο αυτό ονομάζεται ισοδύναμο κύκλωμα, Σχ. 3.2.



Σχήμα 3.2: Αναπαράσταση νευρικής κυτταρικής μεμβράνης με ισοδύναμο ηλεκτρικό κύκλωμα.

Σύμφωνα με αυτό, όλες οι σημαντικές λειτουργικές ιδιότητες του νευρώνα παριστάνονται με ένα ηλεκτρικό κύκλωμα το οποίο αποτελείται μόνον από αγωγούς (αντιστάτες), συσσωρευτές και πυκνωτές. Το μοντέλο αυτό επιτρέπει την άμεση κατανόηση, αλλά και την ποσοτική περιγραφή του τρόπου με τον οποίο η ροή ρεύματος που οφείλεται σε μετατοπίσεις ιόντων δημιουργεί σήματα στους νευρώνες.

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

Η λιπιδική διπλοστιβάδα της μεμβράνης είναι κακός αγωγός ιοντικού ρεύματος, διότι δεν είναι διαπερατή από ιόντα. Ακόμη και μια μεγάλη διαφορά δυναμικού δεν είναι πρακτικά ικανή να δημιουργήσει ροή ρεύματος δια μέσου μιας αμιγώς λιπιδικής διπλοστιβάδας. Επειδή όμως στη μεμβράνη βρίσκονται χιλιάδες εν ηρεμία διάλυτοι, τα ιόντα διαχέονται διαρκώς, με αποτέλεσμα να αυξάνεται η αγωγιμότητα.

Σύμφωνα με το μοντέλο ισοδύναμου κυκλώματος, κάθε διάλυτος K^+ μπορεί να παρασταθεί σαν ένας αντιστάτης (r_K), έτσι ώστε η ροή ρεύματος δια μέσου των διαύλων K^+ (I_K) να μπορεί να υπολογισθεί με τον νόμο του Ohm ($I_K = V/r_K$). Ωστόσο, οι ηλεκτροφυσιολόγοι, συνήθως, περιγράφουν τους διαύλους σύμφωνα με την αγωγιμότητά τους (π.χ., γ_K), διότι αυτή παρέχει μια άμεση μέτρηση της αποτελεσματικότητας ενός διαύλου, όσον αφορά την αγωγή ιόντων. Δεδομένου ότι η αγωγιμότητα είναι αντιστρόφως ανάλογη προς την αντίσταση, η αγωγιμότητα ενός μόνο διαύλου ως προς τη ροή ρεύματος μπορεί να χρησιμοποιηθεί και στο ισοδύναμο κύκλωμα:

$$i = V \times \gamma_K \quad (3.4)$$

Η αγωγιμότητα μιας μεμβράνης (ή ενός διαύλου) ως προς ένα ιόν είναι, κατά κάποιο τρόπο, όμοια με τη διαπερατότητα της μεμβράνης (ή του διαύλου) από το ιόν αυτό, δεδομένου ότι και οι δύο μετρούν την ευκολία με την οποία το ιόν διαπερνά τη μεμβράνη.

Ωστόσο, η διαπερατότητα (που εκφράζεται σε εκατοστόμετρα ανά δευτερόλεπτο) μετρά μια ενδογενή ιδιότητα της μεμβράνης, ενώ η αγωγιμότητα είναι μια ηλεκτρική μέτρηση (εκφράζεται σε ampere ανά volt) η οποία εξαρτάται τόσο από τη διαπερατότητα της μεμβράνης όσο και από τις ιοντικές συγκεντρώσεις στο περιβάλλον υγρό. Επομένως, μια μεμβράνη με μεγάλη διαπερατότητα από ένα ιόν θα έχει μηδενική αγωγιμότητα ως προς το ιόν, εάν αυτό απουσιάζει από το διάλυμα που περιβάλλει τη μεμβράνη.

Κάθε ανοιχτός διάλυτος ιόντων συμμετέχει στη δημιουργία μιας διαφοράς ηλεκτρικού δυναμικού εκατέρωθεν της μεμβράνης. Παραδείγματος χάριν, το K^+ , το οποίο βρίσκεται σε μεγαλύτερη συγκέντρωση στο εσωτερικό του κυττάρου, έχει την τάση να διαχέεται προς τα έξω όταν το κύτταρο σε κατάσταση ηρεμίας, δια μέσου εν ηρεμία διαύλων, επιλεκτικών προς τα K^+ . Η διάχυση αυτή οδηγεί σε έναν σαφή διαχωρισμό φορτίου εκατέρωθεν της μεμβράνης, με αποτέλεσμα την

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

εμφάνιση μιας διαφοράς ηλεκτρικού δυναμικού. Μια πηγή ηλεκτρικού δυναμικού καλείται ηλεκτροκινητήρια δύναμη και μια ηλεκτροκινητήρια δύναμη που παράγεται από διαφορές χημικών δυναμικών ονομάζεται συσσωρευτής. Μπορούμε, επομένως να παραστήσουμε το ηλεκτρικό δυναμικό εκατέρωθεν κάθε διαύλου K^+ σαν ένα συσσωρευτή. Το δυναμικό που παράγεται από το συσσωρευτή αυτόν ισούται με E_K , που συνήθως είναι -75 περίπου mV . Είναι προφανές ότι η μεμβράνη κάθε κυττάρου έχει πολλούς παθητικούς διαύλους K^+ και ότι όλοι αυτοί οι διάυλοι είναι δυνατόν να συγχωνευθούν σε ένα μόνο ισοδύναμο κύκλωμα, το οποίο αποτελείται από έναν αγωγό εν σειρά με έναν συσσωρευτή. Στην ισοδύναμη αυτή δομή, η ολική αγωγιμότητα όλων των διαύλων K^+ g_K , δηλαδή η αγωγιμότητα ως προς το K^+ της κυτταρικής μεμβράνης εν ηρεμία, ισούται με τον αριθμό παθητικών διαύλων K^+ (N_K), πολλαπλασιαζόμενο με την αγωγιμότητα ενός επιμέρους διαύλου K^+ (γ_K):

$$g_K = N_K \times \gamma_K \quad (3.5)$$

Δεδομένου ότι στο ισοδύναμο αυτό κύκλωμα όλων των παθητικών διαύλων K^+ ο συσσωρευτής εξαρτάται μόνον από την κλίση συγκέντρωσης K^+ και είναι ανεξάρτητος από τον αριθμό διαύλων K^+ , η τιμή του είναι απλώς E_K .

Ο συνολικός πληθυσμός παθητικών διαύλων K^+ είναι δυνατόν να παρασταθεί σαν ένας αγωγός εν σειρά με έναν συσσωρευτή. Κατ' αναλογία, όλοι οι παθητικοί διάυλοι Cl^- είναι δυνατόν να παρασταθούν με μια παρόμοια κατασκευή, όπως άλλωστε και οι παθητικοί διάυλοι Na^+ . Αυτοί οι τρεις τύποι διαύλων ερμηνεύουν τον κύριο όγκο των παθητικών οδών ιοντικής ανταλλαγής δια μέσου της μεμβράνης, όταν το κύτταρο βρίσκεται σε κατάσταση ηρεμίας.

Μπορούμε να ενσωματώσουμε αυτές τις ηλεκτρικές παραστάσεις του συνολικού πληθυσμού παθητικών διαύλων Na^+ , K^+ , Cl^- σε ένα απλό ισοδύναμο κύκλωμα ενός νευρώνα, για να υπολογίσουμε το δυναμικό μεμβράνης. Το μόνο που χρειάζεται να κάνουμε για να κατασκευάσουμε το κύκλωμα αυτό είναι να ενώσουμε τα δύο άκρα των στοιχείων που παριστάνουν καθέναν τύπο διαύλου με στοιχεία που παριστάνουν το εξωκυτταρικό υγρό και το κυτταρόπλασμα. (Οι διάυλοι αυτοί βρίσκονται, προφανώς, σε διάταξη παράλληλη προς την αγωγιμότητα της λιπιδικής διπλοστιβάδας. Ωστόσο, επειδή η αγωγιμότητα της διπλοστιβάδας είναι πολύ μικρότερη από την αγωγιμότητα των διαύλων, σχεδόν όλο το διαμεμβρανικό ρεύμα ρέει δια

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

μέσου των διαύλων και μπορούμε να αγνοήσουμε την αμελητέα αγωγιμότητα της διπλοστιβάδας.) Αφού το εξωκυτταρικό υγρό και το κυτταρόπλασμα είναι τέλειοι αγωγοί (δεδομένου ότι έχουν σχετικά μεγάλη επιφάνεια διατομής και πολλά ιόντα που μπορούν να μεταφέρουν φορτίο), μπορούμε κατά προσέγγιση να τα παραστήσουμε με ένα βραχυκύκλωμα (έναν αγωγό με μηδενική αντίσταση).

Η σταθερή ροή Na^+ και K^+ δια μέσου των παθητικών μεμβρανικών διαύλων εξισορροπείται ακριβώς μέσω ενεργού ροής ιόντων, την οποία προκαλεί η αντλία νατρίου-καλίου, εκβάλλοντας ιόντα νατρίου από το κύτταρο και εισάγοντας ιόντα καλίου στο εσωτερικό του. Αυτή η αντλία, της οποίας η λειτουργία εξαρτάται από την ATP και η οποία ουσιαστικά διατηρεί φορτισμένους τους ιοντικούς συσσωρευτές, μπορεί να προστεθεί στο ισοδύναμο κύκλωμα με τη μορφή μιας γεννήτριας ρεύματος.

Εκτός από την ηλεκτροκινητήρια δύναμη και την αγωγιμότητα, η τρίτη σημαντική παθητική ηλεκτρική ιδιότητα του νευρώνα είναι ηλεκτρική του χωρητικότητα. Γενικώς, ένας ηλεκτρικός πυκνωτής ορίζεται ως δύο αγωγά υλικά που χωρίζονται από ένα μονωτικό υλικό. Στο επίπεδο του νευρώνα, αγωγά υλικά είναι το κυτταρόπλασμα και το εξωκυτταρικό υγρό, ενώ το μονωτικό είναι η κυτταρική μεμβράνη και ειδικότερα η λιπιδική διπλοστιβάδα. Δεδομένου ότι τη διπλοστιβάδα τη διαπερνούν διάλυτοι ιόντων, η μεμβράνη είναι ένας πυκνωτής που παρουσιάζει διαρροές. Εν τούτοις, αφού η πυκνότητα των διαύλων ιόντων είναι μικρή, το τμήμα της μεμβράνης που λειτουργεί σαν πυκνωτής έχει εμβαδόν 100 τουλάχιστον φορές μεγαλύτερο από το εμβαδόν όλων των διαύλων ιόντων μαζί.

Η θεμελιώδης ιδιότητα ενός πυκνωτή είναι η ικανότητα του να αποθηκεύει αντίθετα φορτία στις δύο επιφάνειες του. Η διαφορά ηλεκτρικού δυναμικού, V , στα άκρα ενός πυκνωτή, εκφράζεται ως:

$$V = q/C \quad (3.6)$$

Όπου q είναι η περίσσεια θετικών ή αρνητικών φορτίων σε κάθε πλευρά του πυκνωτή και C η χωρητικότητα. Η χωρητικότητα μετριέται σε farad (F) με τη συνθήκη ότι ο διαχωρισμός φορτίου 1 coulomb (C) στα άκρα ενός πυκνωτή 1F προκαλεί διαφορά δυναμικού 1volt (V). Βασική παραδοχή για την αντιστοίχιση της κυτταρικής μεμβράνης με πυκνωτή είναι ότι η χωρητικότητά της είναι

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

ανεξάρτητη από το δυναμικό της μεμβράνης.

3.2 Αισθητικά συστήματα

Τα αισθητικά συστήματα δέχονται πληροφορίες από το περιβάλλον μέσω εξειδικευμένων κυττάρων της περιφέρειας του σώματος και διαβιβάζουν τις πληροφορίες αυτές στο κεντρικό νευρικό σύστημα. Εκεί, οι πληροφορίες χρησιμοποιούνται για τέσσερις κύριες λειτουργίες: την αντίληψη, τον έλεγχο των κινήσεων, τη ρύθμιση των λειτουργιών των εσωτερικών οργάνων και τη διατήρηση της εγρήγορσης.

Οι κοινές ιδιότητες των αισθήσεων – είδος (ή ποιότητα), ένταση, διάρκεια και εντόπιση στο χώρο - αντιστοιχούν σε κοινές ιδιότητες των φυσικών ερεθισμάτων τα οποία διεγείρουν τα διάφορα αισθητικά συστήματα. Αυτό ίσως να αποτελεί τη μία από τις αιτίες για την όμοια ανατομική οργάνωση όλων των αισθητικών συστημάτων.

Σε κάθε αισθητικό σύστημα, η αρχική επαφή με τον εξωκυτταρικό κόσμο γίνεται μέσω εξειδικευμένων κυττάρων που ονομάζονται αισθητικοί υποδοχείς. Κάθε υποδοχέας είναι ευαίσθητος σε μια μορφή φυσικής ενέργειας. Παρ'όλα αυτά, όλες οι ενέργειες ερεθισμάτων μετασχηματίζονται σε ηλεκτροχημική ενέργεια, έτσι ώστε όλα τα αισθητικά συστήματα να έχουν ένα κοινό μέσο διαβίβασης σημάτων. Στο σωματοαισθητικό και στο οσφρητικό σύστημα, ο υποδοχέας είναι ένας νευρώνας που ονομάζεται πρωτοταγής αισθητικός νευρώνας. Στο γευστικό, στο ακουστικό και στο οπτικό σύστημα, καθώς και στο σύστημα ισορροπίας, οι υποδοχείς είναι ειδικά επιθηλιακά κύτταρα, που επικοινωνούν με έναν πρωτοταγή αισθητικό νευρώνα.

Μολονότι κάθε αισθητικό σύστημα αποκρίνεται σε έναν διαφορετικό τύπο ερεθίσματος και παρέχει στον εγκέφαλο μοναδικές πληροφορίες, όλα τα αισθητικά συστήματα χρησιμοποιούν όμοιους μηχανισμούς για την επεξεργασία των πληροφοριών του ερεθίσματος. Το ερέθισμα μετατρέπεται σε ηλεκτροχημικά νευρικά σήματα. Η επίδραση του ερεθίσματος στον υποδοχέα δραστηριοποιεί διαύλους ιόντων, οδηγώντας σε αλλαγή της ροής του ρεύματος δια μέσου της μεμβράνης.

Επειδή το δυναμικό του υποδοχέα μεταδίδεται παθητικά στον αισθητικό υποδοχέα, η απόκριση

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

ενός υποδοχέα σε ένα ερέθισμα είναι καθαρά τοπικό γεγονός. Εάν η δραστηριότητα του υποδοχέα δε διαβιβασθεί στο κεντρικό νευρικό σύστημα, οι πληροφορίες για το ερέθισμα θα χαθούν. Το δυναμικό που παράγεται στον υποδοχέα είναι μια διαβαθμισμένη απόκριση, ανάλογη με την ισχύ του ερεθίσματος. Το δυναμικό του υποδοχέα δε μεταδίδεται κατά μήκος του νευράξονα όπως ένα δυναμικό ενέργειας. Στην πραγματικότητα το εύρος του ελαττώνεται, ως συνάρτηση της απόστασης από τη θέση της αυξημένης αγωγιμότητας μεμβράνης.

Όταν το δυναμικό του υποδοχέα φθάσει στη ζώνη εκκίνησης του κυττάρου, παράγονται δυναμικά ενέργειας εάν το εύρος του δυναμικού υποδοχέα είναι μεγαλύτερο από τον ουδό εκπόλωσης του κυττάρου. Τα δυναμικά ενέργειας, στη συνέχεια μεταδίδονται κατά μήκος του νευράξονα σε έναν κεντρικό νευρώνα.

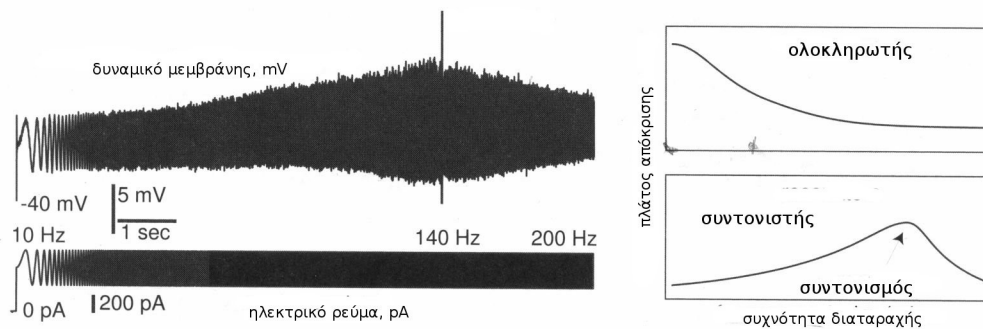
Οι πληροφορίες για την ένταση του ερεθίσματος μεταδίδονται με κώδικες συχνότητας και πληθυσμού. Η συχνότητα εκφόρτισης ενός πρωτοταγούς αισθητικού νευρώνα, δηλαδή ο αριθμός δυναμικών ενέργειας στη μονάδα του χρόνου, αυξάνεται ανάλογα με την ένταση του ερεθίσματος. Η ιδιότητα αυτή των αισθητικών ιών αποτελεί τη βάση του νευρικού κώδικα για την ένταση του ερεθίσματος, ο οποίος ονομάζεται κώδικας συχνότητας. Ισχυρότερα ερεθίσματα παράγουν δυναμικά υποδοχέα με ταχύτερους ρυθμούς αύξησης και μεγαλύτερο εύρος και τα δυναμικά αυτά στη συνέχεια, προκαλούν σειρές δυναμικών ενέργειας με υψηλότερες συχνότητες. Η σχέση μεταξύ έντασης ερεθίσματος και συχνότητας εκφόρτισης αποτελεί τη βάση της σχέσης μεταξύ της έντασης ενός ερεθίσματος και της αντιληπτής έντασής του.

Η περιοχή των εντάσεων του ερεθίσματος στις οποίες μπορεί να ανταποκριθεί ένας νευρώνας περιορίζεται από τις μετατρεπτικές ικανότητες του κυττάρου (π.χ. τον αριθμό των διαύλων) και από τις ιδιότητες αγωγιμότητας του νευράξονα (π.χ. από την περίοδο ανερεθιστότητας). Ενώ η απόκριση μιας πρωτοταγούς αισθητικής ίνας έχει ένα ανώτερο όριο πάνω από το οποίο ο ρυθμός εκφόρτισης δεν είναι δυνατόν να αυξηθεί άλλο, η μέγιστη ένταση του ερεθίσματος την οποία ένας νευρώνας μπορεί να κωδικεύσει είναι πολύ χαμηλότερη από τη μέγιστη ένταση του ερεθίσματος την οποία ολόκληρο το αισθητικό σύστημα μπορεί να καταγράψει ή ένας οργανισμός είναι δυνατόν να αισθανθεί. Αυτό οφείλεται στο ότι ένα ερέθισμα διεγείρει περισσότερους από έναν υποδοχείς, όσο ισχυρότερο είναι το ερέθισμα τόσο μεγαλύτερος είναι ο αριθμός των υποδοχέων οι οποίοι διεγείρονται. Έτσι, εκτός από τη συχνότητα εκφόρτισης των επιμέρους αισθητικών νευρώνων, το

3. Σχέση νευροφυσιολογίας και ηλεκτροχημείας

μέγεθος του πληθυσμού των νευρώνων που αποκρίνονται παρέχει επίσης έναν νευρικό κώδικα, ο οποίος ονομάζεται κώδικας πληθυσμού, για την ένταση του ερεθίσματος. Ο κώδικας συχνότητας και ο κώδικας πληθυσμού χρησιμοποιούνται επίσης από τα κινητικά συστήματα στα οποία το μέγεθος του πληθυσμού των ενεργών κινητικών νευρώνων και της συχνότητας εκπόλωσης τους καθορίζουν την ισχύ της μυϊκής σύσπασης.

Η επικοινωνία των νευρώνων συχνά διευκολύνεται από επαναλαμβανόμενους παλμούς του μεταδιδόμενου ηλεκτρικού σήματος (βλ. Σχ. 3.3) [Cole, 1941; DeFelice, 1981; DeZeeuw, 1998; Fishman, 1977]. Στην πραγματικότητα, επαναλαμβανόμενοι παλμοί μεγάλης συχνότητας αυξάνουν την πιθανότητα τουλάχιστον ένας παλμός να φθάσει στον υποδοχέα του νευρώνα. Σύμφωνα μ' αυτό το μηχανισμό μετάδοσης σημάτων ο υποδοχέας λειτουργεί ως υψηλοπερατό φίλτρο (ολοκληρωτής) και η ακριβής συχνότητα του παλμού δεν είναι καθοριστική για την επικοινωνία των νευρώνων. Από την άλλη πλευρά, μεγάλος αριθμός νευρώνων παρουσιάζει μεγάλη ευαισθησία στον ακριβή χρόνο που λαμβάνουν χώρα οι παλμοί στο μεταδιδόμενο σήμα. Τέτοιοι νευρώνες λειτουργούν ως χαμηλοπερατά φίλτρα (συντονιστές) και έτσι η πληροφορία κωδικεύεται και στη συχνότητα των εισερχόμενων σημάτων [Hu, 2002; Hudspeth, 1985; Hutsceon, 1986; Jahnsen, 1994; Lampl, 1993; Lampl, 1997; Moore, 1985].



Σχήμα 3.3: Απόκριση υψηλοπερατών (ολοκληρωτές) και χαμηλοπερατών (συντονιστές) υποδοχέων.

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

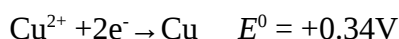
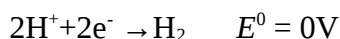
Η μελέτη του ηλεκτροχημικού συστήματος με ποτενσιοδυναμικές, ποτενσιοστατικές μεθόδους (χρονοαμπερομετρία και ανοδική γραμμική πόλωση) και με φασματοσκοπία ηλεκτροχημικής εμπέδησης έγινε σε διάταξη τριών ηλεκτροδίων με τη χρήση ποτενσιοστάτη EG & G 263A και αναλυτή εμπέδησης Solatron SI 1260. Ένα ηλεκτρόδιο σιδήρου σχήματος δίσκου και διαμέτρου 1 mm χρησιμοποιήθηκε ως ηλεκτρόδιο εργασίας (Sigma- Aldrich 99,9+ %), ένα σπείρωμα σύρματος χαλκού διαμέτρου 1 mm κατασκευασμένο από 20 cm σύρματος χρησιμοποιήθηκε ως αντίθετο ηλεκτρόδιο (Aldrich 99,9+%). Ένα κορεσμένο ηλεκτρόδιο καλομέλανα (SCE) χρησιμοποιήθηκε ως ηλεκτρόδιο αναφοράς. Το διάλυμα αποτελούνταν από θειικό οξύ (Fischer scientific, Analytical Reagent Grade) και θειικό χαλκό (Panreac, PA) [Karantonis, 2004; Karantonis, 2009; Miyakita, 2002].

Πειραματικές μετρήσεις σε ηλεκτροχημικά δίκτυα έγιναν σε διάταξη 2 ηλεκτροδίων όπου το ηλεκτρόδιο δίσκου σιδήρου ήταν η άνοδος και το σπείρωμα χαλκού η κάθοδος. Η διαφορά δυναμικού μεταξύ του ζεύγους των ηλεκτροδίων ελέγχονταν από μια πηγή δυναμικού γαλβανικά μονωμένων πολλαπλών καναλιών. Η γεωμετρία του δικτύου των ηλεκτροδίων δηλαδή η σχετική θέση των ηλεκτροδίων καθοριζόταν από μια ειδικά σχεδιασμένη μήτρα [Karantonis, 2002; Karantonis, 2012].

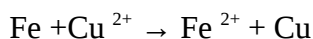
4.1 Ηλεκτροχημεία του συστήματος

Όταν ένα ηλεκτρόδιο σιδήρου εμβαπτίζεται σε διάλυμα θειικού οξέος το δυναμικό του καθορίζεται από το ρυθμό οξειδωσης του σιδήρου [Sazou, 1993] σε ιόντα αυτού και την αναγωγή των πρωτονίων σε μοριακό υδρογόνο. Αν το διάλυμα περιέχει επίσης ιόντα χαλκού το δυναμικό του ηλεκτροδίου μετατοπίζεται σε ανοδικότερες τιμές και το ρεύμα διάβρωσης αυξάνεται λόγω των σχετικών τιμών των προτύπων δυναμικών του χαλκού και του υδρογόνου. Ως αποτέλεσμα μια επιπλέον ηλεκτροχημική διεργασία λαμβάνει χώρα, η αναγωγή των ιόντων χαλκού δηλαδή η απόθεση στοιχειακού χαλκού στην επιφάνεια του σιδήρου,

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα



Αν αγνοηθεί η αναγωγή των κατιόντων υδρογόνου τότε μπορεί εύκολα να υπολογιστεί κατά πόσο η απόθεση (αναγωγή) των ιόντων χαλκού σε στοιχειακό χαλκό θα λάβει χώρα αυθόρμητα σε επιφάνεια ηλεκτροδίου σιδήρου [Agrawal, 1982; Wei, 1994; Alemany, 1996]. Αν αντιστραφεί η αντίδραση αναγωγής του σιδήρου και προστεθεί με αυτή της αναγωγής του χαλκού τότε προκύπτει η εξής συνολική αντίδραση,



Το πρότυπο δυναμικό της συνολικής αντίδρασης είναι $E^0 = 0.44 + 0.34 = 0.78\text{V}$. Δεδομένου ότι το πρότυπο δυναμικό είναι μεγαλύτερο του μηδενός η αυθόρμητη αντίδραση είναι η οξείδωση του σιδήρου σε ιόντα σιδήρου και η αναγωγή των ιόντων χαλκού σε χαλκό. Συνεπώς κατά την εμβάπτιση ενός ηλεκτροδίου σιδήρου σε όξινο διάλυμα θειικού χαλκού θα συμβεί η αυθόρμητη απόθεση χαλκού στην ηλεκτροδιακή επιφάνεια.

Η διάλυση του σιδήρου και η απόθεση του χαλκού συνεχίζονται ως το σημείο όπου σχεδόν όλη η επιφάνεια του ηλεκτροδίου έχει καλυφθεί με χαλκό. Τότε το δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος έχει μετατοπιστεί στη τιμή που αντιστοιχεί σε ηλεκτρόδιο χαλκού εμβαπτισμένο σε διάλυμα ιόντων χαλκού, δηλαδή από την εξίσωση Nernst,

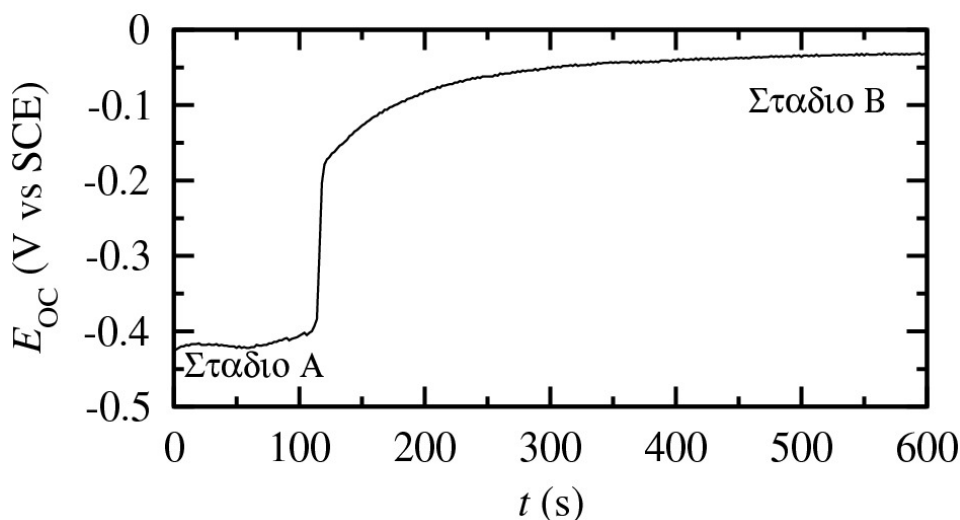
$$E = E^0 + RT/2F \ln[\text{Cu}^{2+}]$$

Θεωρώντας $T = 298\text{K}$ το δυναμικό του ηλεκτροδίου θα είναι $E = 0.328\text{V vs NHE}$ ή $E = 0.084\text{V vs SCE}$.

Η εξέλιξη των φαινομένων αυτών παρουσιάζεται στο Σχ. 4.1. Όπως φαίνεται στο σχήμα αυτό μόλις το ηλεκτρόδιο σιδήρου εμβαπτιστεί σε διάλυμα $1\text{M H}_2\text{SO}_4$, 0.4M CuSO_4 το δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος είναι -0.420V δηλαδή έχει τιμή ανοδικότερη αυτής που παρατηρείται απουσία ιόντων χαλκού. Στο στάδιο αυτό (Στάδιο Α) τόσο η διάλυση σιδήρου όσο και η απόθεση χαλκού

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

συμβαίνουν ταυτόχρονα. Καθώς η απόθεση χαλκού συνεχίζεται το ηλεκτρόδιο καλύπτεται από στοιχειακό χαλκό και το δυναμικό του ηλεκτροδίου τείνει στην τιμή -0.04V , δηλαδή τείνει στη τιμή που προβλέπεται από την εξίσωση Nernst (Στάδιο B).

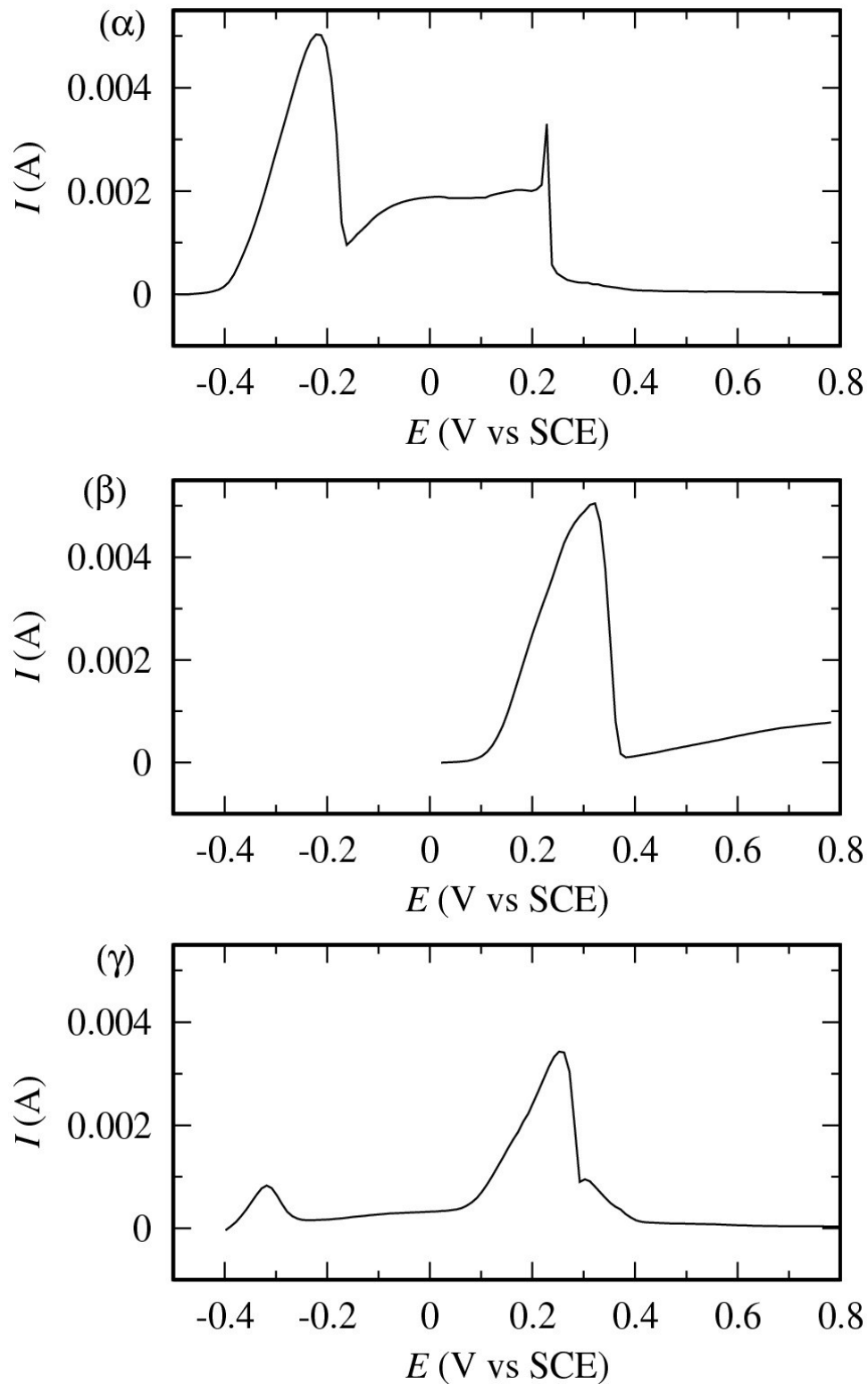


Σχήμα 4.1: Χρονική εξέλιξη του δυναμικού ανοιχτού κυκλώματός ενός ηλεκτροδίου Fe σε διάλυμα $1\text{M H}_2\text{SO}_4$, 0.4M CuSO_4 .

Οι αντιδράσεις που λαμβάνουν χώρα καθώς και ο σχηματισμός της στοιβάδας χαλκού στην επιφάνεια του σιδήρου μεταβάλλουν το σχήμα της καμπύλης πόλωσης όταν το ηλεκτρόδιο σιδήρου πολώνεται ανοδικά. Επιπλέον το σχήμα της καμπύλης πόλωσης εξαρτάται από το βαθμό της απόθεσης χαλκού στην ηλεκτροδική επιφάνεια. Στο Σχ. 4.2(α) παρουσιάζεται η καμπύλη πόλωσης του συστήματος Fe/ $1\text{M H}_2\text{SO}_4$ απουσία ιόντων χαλκού. Για τιμές δυναμικού από -0.490V (δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος) έως -0.210V παρατηρείται ενεργή ηλεκτροδιάλυση. Από -0.210 έως 0.230V παρατηρείται ο σχηματισμός οριακού ρεύματος λόγω της καταβύθισης άλατος του σιδήρου στην ηλεκτροδική επιφάνεια. Τέλος για δυναμικά μεγαλύτερα από 0.230V ο σίδηρος παθητικοποιείται λόγω του σχηματισμού οξειδίου και το ρεύμα ελαχιστοποιείται.

Στο Σχ. 4.2(β) παρουσιάζεται η καμπύλη της ανοδικής πόλωσης του συστήματος Cu/ $1\text{M H}_2\text{SO}_4$, 0.4M CuSO_4 . Στη περιοχή από 0.03V (δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος) έως 0.320V παρατηρείται ενεργή ηλεκτροδιάλυση του χαλκού και έπεται η μείωση του ρεύματος λόγω του σχηματισμού άλατος του χαλκού για δυναμικά ανοδικότερα των 0.320V [Alkire, 1989].

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα



Σχήμα 4.2: (α) Ανοδική πόλωση Fe σε 1 M H_2SO_4 , (β) Ανοδική πόλωση Cu σε 1M H_2SO_4 , (γ) Ανοδική πόλωση Fe σε 1M H_2SO_4 , 0,4M $CuSO_4$ αμέσως μετά την εμβαπτιση του ηλεκτροδίου. Ταχύτητα σάρωσης 20 mV/s

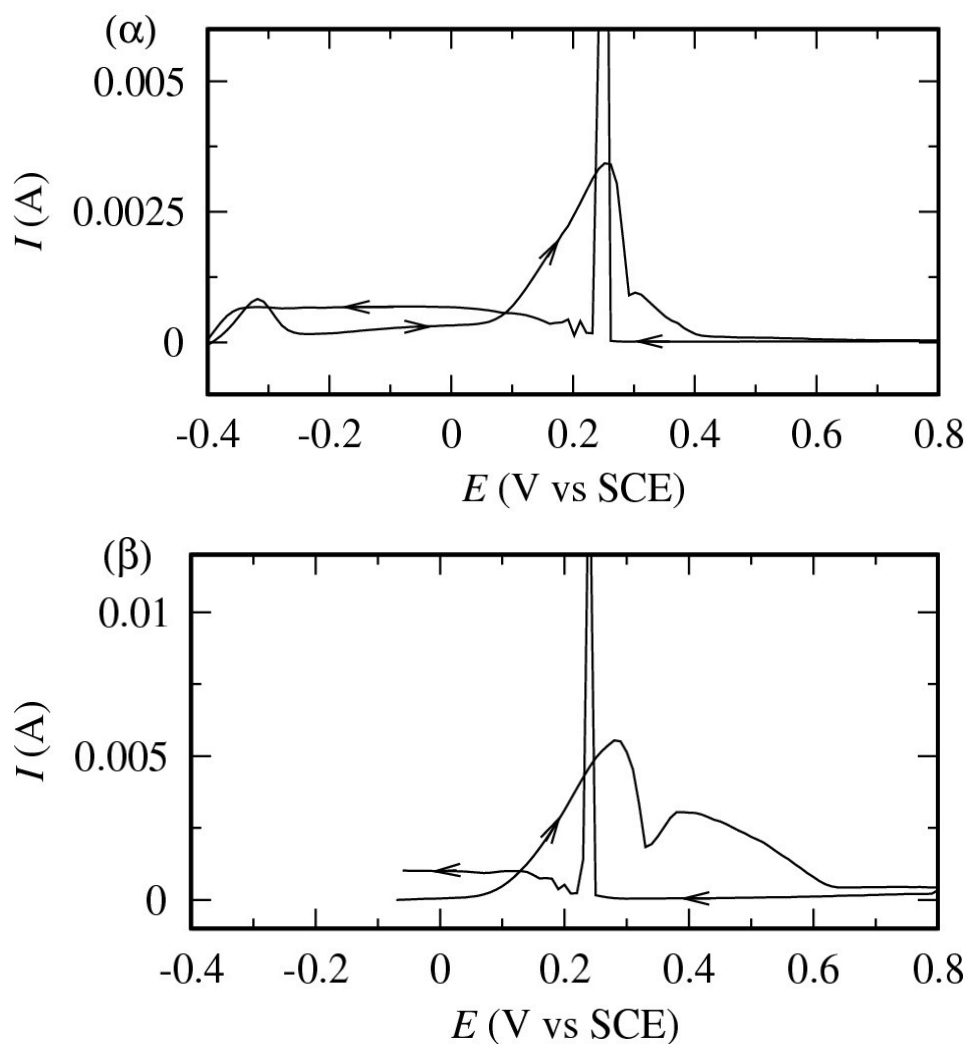
4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

Η περίπτωση του συστήματος $\text{Fe } 1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4$ παρουσιάζεται στο Σχ. 4.2(γ). Αμέσως μετά την εμφάνιση του σιδήρου στο ηλεκτρολυτικό διάλυμα (Στάδιο Α). Όπως φαίνεται στο σχήμα αυτό το δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος έχει μετατοπιστεί σε ανοδικότερες τιμές (-0.390V) λόγω της παρουσίας ιόντων χαλκού που δρουν ως οξειδωτικά. Παρα την αυθόρμητη απόθεση χαλκού στην ηλεκτροδιακή επιφάνεια (η οποία είναι ορατή δια γυμνού οφθαλμού) το δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος μετατοπίζεται μεν ανοδικά αλλά η τιμή δεν αντιστοιχεί στη τιμή του δυναμικού ανοιχτού κυκλώματος του χαλκού σε διάλυμα ιόντων χαλκού, δηλαδή το ηλεκτρόδιο βρίσκεται ακόμα στο Στάδιο Α. Το γεγονός αυτό αποτελεί μια ένδειξη ότι ο χαλκός αποτίθεται στην επιφάνεια του σιδήρου αλλά η απόθεση δεν καλύπτει πλήρως την ηλεκτροδιακή επιφάνεια. Αυτό είναι φανερό επίσης και από την καμπύλη πολωσης. Από τη τιμή ανοιχτού κυκλώματος έως τα -0.320V παρατηρείται ενεργή ηλεκτροδιάλυση του σιδήρου αλλά το ρεύμα είναι πολύ μικρότερο από αυτό που καταγράφεται στη καμπύλη του Σχ. 4.2(α). Λόγω του καθοδικού ρεύματος που αντιστοιχεί στην ηλεκτροαπόθεση του χαλκού. Για δυναμικά ανοδικότερα των -0.320V παρατηρείται καταβύθιση άλατος σιδήρου. Όταν το δυναμικό πάρει τη τιμή 0.07V το ρεύμα αυξάνει λόγω της ηλεκτροδιαλυσης του χαλκού ο οποίος είχε αποθεθεί αυθόρμητα. Η ηλεκτροδιάλυση του χαλκού συνεχίζεται μέχρι τη τιμή 0.220V όπου όλος ο χαλκός έχει ηλεκτροδιαλυθεί. Περαιτέρω αύξηση του δυναμικού έχει ως αποτέλεσμα την παθητικοποίηση της επιφάνειας του σιδήρου που είναι πλήρως ακάλυπτη.

Η καμπύλη της κυκλικής πόλωσης του συστήματος $\text{Fe}/1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4$ αμέσως μετά την εμφάνιση του ηλεκτροδίου (Σταδιο Α) παρουσιάζεται στο Σχ. 4.3(α). Η ανοδική σάρωση είναι ταυτόσημη με αυτή που περιγράφηκε στο Σχ. 4.2(γ) ενώ κατά τη καθοδική σάρωση το οξείδιο διαλύεται στα 0.6V και παρατηρείται έντονη διακύμανση του ρεύματος που αντιστοιχεί σε αυτόνομες ταλαντώσεις υπό ποτενσιοστατικές (χρονοαμπερομετρικές) συνθήκες. Περαιτέρω μείωση του δυναμικού έχει ως αποτέλεσμα το σχηματισμό οριακού ρεύματος λόγω της καταβύθισης άλατος του σιδήρου και τελικά μείωση καθώς το δυναμικό πλησιάζει στη τιμή ανοιχτού κυκλώματος. Στο Σχ. 4.3(β) παρουσιάζεται η κυκλική πόλωση του ίδιου συστήματος αλλά όταν το ηλεκτρόδιο έχει καλυφθεί πλήρως από τη στοιβάδα χαλκού και το δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος αντιστοιχεί σε αυτό του ηλεκτροδίου χαλκού (Σταδιο Β). Προφανώς κατά την ανοδική σάρωση ο χαλκός ηλεκτροδιαλύεται ενώ κατά τη καθοδική σάρωση παρατηρείται ξανά αυξομείωση του ρεύματος. Περαιτέρω μείωση του δυναμικού δεν έχει ως αποτέλεσμα την μείωση του ρεύματος στη τιμή ανοιχτού κυκλώματος λόγω της απουσίας στοιβάδας χαλκού στην επιφάνεια του

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

ηλεκτροδίου σιδήρου. Τα παραπάνω αποτελέσματα αποτελούν ένδειξη ότι η αστάθεια που παρατηρείται στο σύστημα $\text{Fe}/1\text{M H}_2\text{SO}_4$, η οποία έχει ως αποτέλεσμα περιοδικές ταλαντώσεις, μπορεί να παρατηρηθεί και στο σύστημα παρουσία CuSO_4 εφόσον η αυθορμήτως σχηματισμένη στοιβάδα χαλκού απομακρυνθεί από την επιφάνεια του ηλεκτροδίου σιδήρου.



Σχήμα 4.3: (α) Κυκλική ανοδική πόλωση του Fe διάλυμα $1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0,4\text{M CuSO}_4$ αμέσως μετά την εμβάπτιση του ηλεκτροδίου, (β) Κυκλική ανοδική πόλωση του Fe διάλυμα $1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0,4\text{M CuSO}_4$. Ταχύτητα σάρωσης 20mV/s .

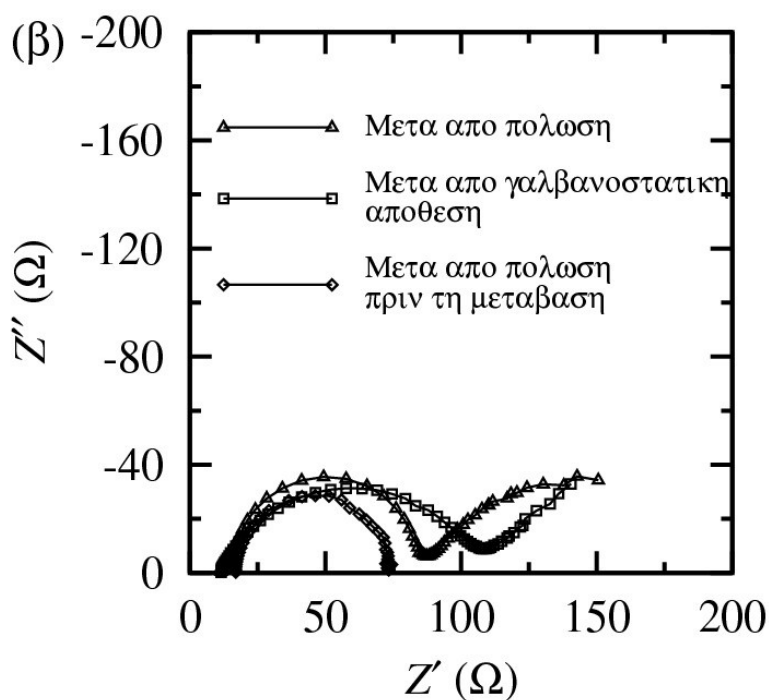
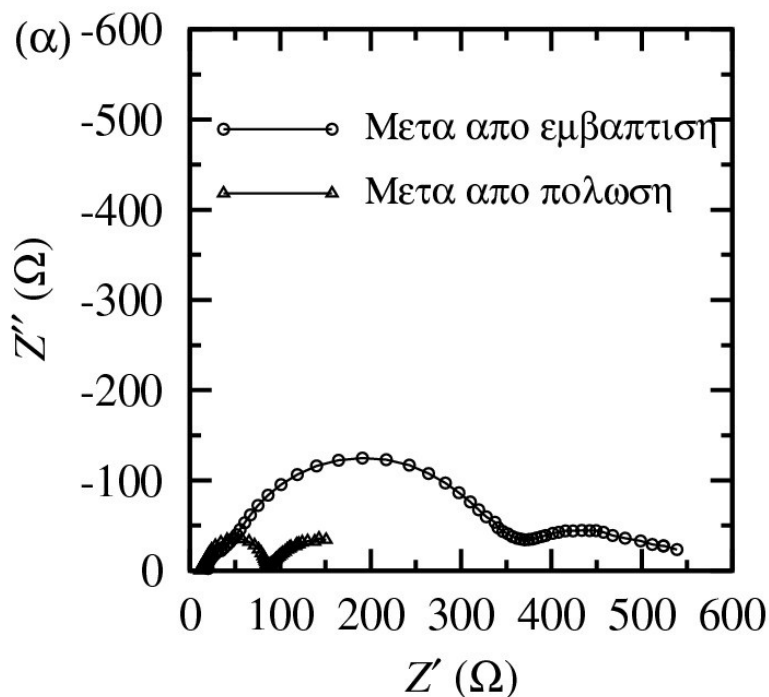
Η επίδραση της προκατεργασίας του ηλεκτροδίου στο είδος της επικάλυψης και στους ρυθμούς των αντιδράσεων μπορεί να μελετηθεί καταγράφοντας την εμπέδηση του συστήματος υπό συνθήκες

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

ανοιχτού κυκλώματος. Στο Σχ. 4.4(α) παρουσιάζεται το διάγραμμα Nyquist ενός προσφάτως λειασμένου ηλεκτροδίου σιδήρου εμβαπτισμένο σε διάλυμα 1M H₂SO₄, 0.4M CuSO₄ (καμπύλη με κύκλους). Το ηλεκτρόδιο βρίσκεται στο Στάδιο Β δηλαδή το δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος έχει τιμή που αντιστοιχεί σε ηλεκτρόδιο καλυμμένο με χαλκό, $E_{OC} = -0.035V$. Το διάγραμμα Nyquist για ηλεκτρόδιο σιδήρου εμβαπτισμένο στο ίδιο διάλυμα αλλά μετά από κυκλική ανοδική πόλωση και μετάβαση στο Στάδιο Β, $E_{OC} = -0.041V$ αντιστοιχεί στη καμπύλη με τρίγωνα. Συγκρίνοντας τις δυο αυτές καμπύλες παρατηρείται ότι η φαρανταϊκές αντιστάσεις του προκατεργασμένου ηλεκτροδίου είναι μικρότερες από αυτές ενός προσφάτως λειασμένου ηλεκτροδίου γεγονός που αποτελεί ένδειξη ότι οι ρυθμοί διάλυσης και απόθεσης αυξάνονται στην προκατεργασμένη επιφάνεια

Η επίδραση της κατάστασης της ηλεκτροδιακής επιφάνειας στους ρυθμούς των διεργασιών παρουσιάζεται στα διαγράμματα Nyquist Του Σχ. 4.4(β). Η εμπέδηση του προκατεργασμένου ηλεκτροδίου σε συνθήκες ανοιχτού κυκλώματος που αντιστοιχούν στο Στάδιο Β ($E_{OC} = -0.041V$) παριστάνεται με τρίγωνα. Το διάγραμμα αυτό αντιστοιχεί σε ένα ηλεκτροδιαλυώμενο σιδήρου όπου λαμβάνει χώρα η απόθεση του χαλκού. Ποιοτικά ίδιο διάγραμμα Nyquist παρατηρείται και για ένα ηλεκτρόδιο σιδήρου όπου έχει αποθεθεί χαλκός γαλβανοστατικά πριν από την μέτρηση της εμπέδησης και το δυναμικό ανοιχτού κυκλώματος του συστήματος αντιστοιχεί σε αυτό του Σταδίου Β, $E_{OC} = 0.025V$ (καμπύλη με τετράγωνα). Τέλος το διάγραμμα Nyquist ενός ηλεκτροδίου σιδήρου που βρίσκεται στο Στάδιο Α ($E_{OC} = -0.358V$) παριστάνεται με ρόμβους. Στην περίπτωση αυτή το διάγραμμα αποτελείται από ένα και μόνο χωρητικό ημικύκλιο το οποίο αποτελεί ένδειξη ότι η ποσότητα του χαλκού που έχει αποθεθεί είναι πάρα πολύ μικρή.

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα



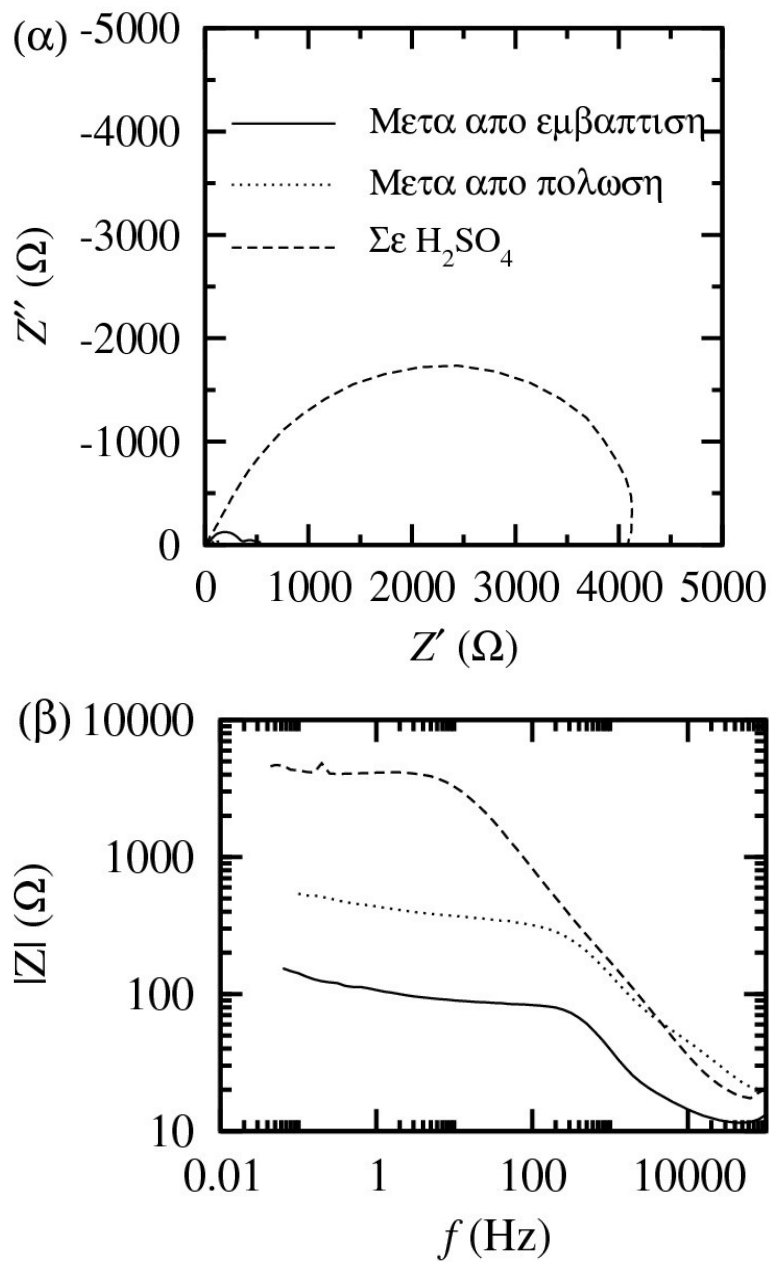
Σχήμα 4.4: Εμπειδηση του συστήματος $1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0,4\text{M CuSO}_4$ για (α) λειασμένο ηλεκτρόδιο $E_{oc} = -0,035\text{V}$ (κύκλοι) και για προκατεργασμένο ηλεκτρόδιο $E_{oc} = -0,041\text{V}$ (ρόμβοι), (β) προκατεργασμένο ηλεκτρόδιο $E_{oc} = -0,041\text{V}$ (τρίγωνα) λειασμένο ηλεκτρόδιο $E_{oc} = 0,025\text{V}$ μετά από γαλβανοστατική απόθεση χαλκού (τετράγωνα) και προκατεργασμένο ηλεκτρόδιο $E_{oc} = -0,358\text{V}$ (ρόμβοι)

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

Η επίδραση της παρουσίας των ιόντων χαλκού στο διάλυμα παρουσιάζεται στο Σχ. 4.5. Το διάγραμμα Nyquist για ένα προσφάτως λειασμένο ηλεκτρόδιο σιδήρου σε διάλυμα θεικού οξέος (απουσία ιόντων χαλκού) παρουσιάζεται με τη διακεκομμένη γραμμή στο Σχ. 4.5(α) όπου $E_{OC} = -0.445V$. Το διάγραμμα Nyquist για ένα προσφάτως λειασμένο ηλεκτρόδιο σιδήρου που βρίσκεται στο Στάδιο B παρουσία ιόντων χαλκού παρουσιάζεται με την διάστικτη γραμμή όπου $E_{OC} = -0.035V$. Συγκρίνοντας τα δυο αυτά διαγράμματα είναι φανερό ότι η διάλυση του σιδήρου ενισχύεται λόγω της παρουσίας ιόντων χαλκού όπως αναμενόταν. Στο σχήμα αυτό παρουσιάζεται και το διάγραμμα Nyquist ενός προκατεργασμένου ηλεκτροδίου σιδήρου που βρίσκεται στο Στάδιο B ($E_{OC} = -0.041V$) αλλά οι αντιστάσεις είναι τόσο μικρές που το διάγραμμα δε φαίνεται στην χρησιμοποιούμενη κλίμακα. Παρόλα αυτά οι μεταβολές της αντίστασης πόλωσης φαίνονται στο Σχ. 4.5 (β) όπου παρουσιάζεται το μέτρο της εμπέδησης ως προς τη συχνότητα. Είναι φανερό από αυτό το σχήμα ότι η παρουσία ιόντων χαλκού καθώς επίσης και η προκατεργασία αυξάνει το ρυθμό διάλυσης του σιδήρου.

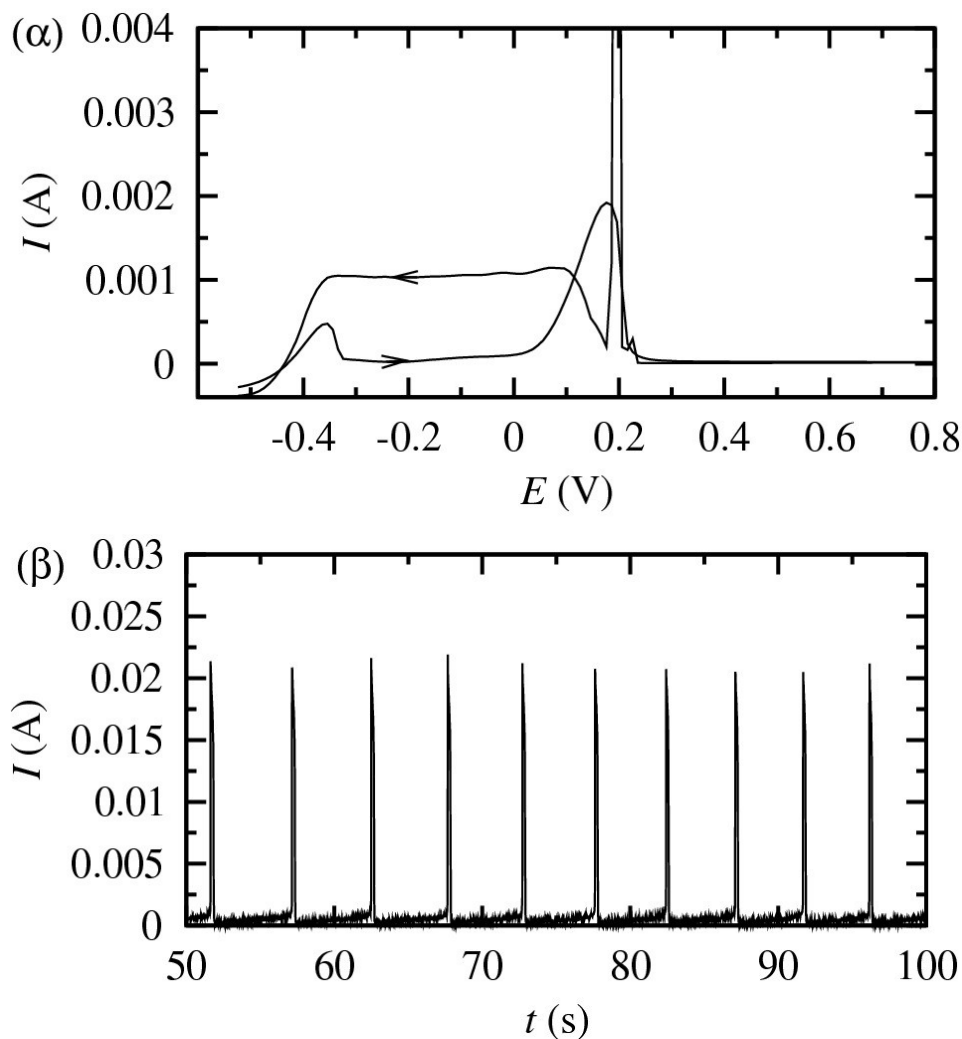
Προκειμένου να ολοκληρωθεί η ηλεκτροχημική διερεύνηση του συστήματος μελετήθηκε η απόκριση του συστήματος υπό διάταξη δυο ηλεκτροδίων προκειμένου να διαπιστωθεί αν το σπείρωμα χαλκού μπορεί να λειτουργήσει ταυτόχρονα ως αντίθετο ηλεκτρόδιο και ηλεκτρόδιο αναφοράς. Υπό αυτή τη διάταξη τόσο η βοηθητική σύνδεση όσο και η σύνδεση αναφοράς του ποτενσιοστάτη συνδέονται με το σπείρωμα χαλκού. Μια χαρακτηριστική καμπύλη πόλωσης του συστήματος $Fe | 1M H_2SO_4, 0.4M CuSO_4 | Cu$ παρουσιάζεται στο Σχ. 4.6(α). Είναι φανερό ότι όλα τα ποιοτικά χαρακτηριστικά που παρατηρούνται σε διάταξη τριών ηλεκτροδίων παρατηρούνται επίσης και στη διάταξη δυο ηλεκτροδίων αλλά μετατοπισμένα περίπου κατά 80 mV καθοδικά δηλαδή κατά την τιμή που προβλέπεται από την εξίσωση Nernst για το οξειδοαναγωγικό ζεύγος του χαλκού με τα ιόντα δισθενούς χαλκού Cu^{2+}/Cu . Στο Σχ. 4.6(β) παρουσιάζεται και μια χαρακτηριστική ποτενσιοστατική (χρονοαμπερομετρική) μέτρηση στο σύστημα δυο ηλεκτροδίων για $E = 220mV$. Όπως φαίνεται στο σχήμα αυτό το ρεύμα ταλαντώνεται αυτόνομα με σταθερή περίοδο, όπως ακριβώς συμβαίνει και στο σύστημα $Fe | 1M H_2SO_4$ σε διάταξη τριών ηλεκτροδίων. Οι αυτόνομες ταλαντώσεις του ρεύματος είναι τύπου αποδιέγερσης. Κατά το ενεργό στάδιο της ταλάντωσης το ρεύμα αυξάνεται και η ηλεκτροδιακή επιφάνεια είναι σχεδόν ελεύθερη. Κατά το σιωπηλό στάδιο το ρεύμα είναι σχεδόν μηδέν λόγω του σχηματισμού οξειδίου στην ηλεκτροδιακή επιφάνεια.

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα



Σχήμα 4.5: (α) Διαγράμματα Nyquist και (β) μέτρο της εμπέδησης λειασμένου ηλεκτροδίου σιδήρου σε 1M H_2SO_4 , 0.4M $CuSO_4$ (συνεχής γραμμή) $E_{oc}=-0.035V$, προκατεργασμένου Fe σε 1M H_2SO_4 , 0.4M $CuSO_4$ (διάστικτη γραμμή) και προκατεργασμένο Fe σε 1M H_2SO_4 , (διακεκομμένη γραμμή).

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα



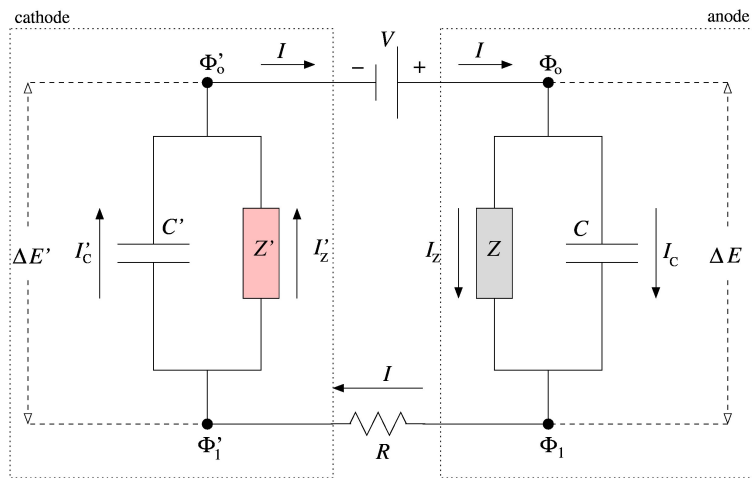
Σχήμα 4.6: (α) Ανοδική καμπύλη πόλωσης και (β) ποτενσιοστατική μέτρηση για $E = 220\text{mV}$ του συστήματος $\text{Fe} | 1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4 | \text{Cu}$ σε διάταξη δυο ηλεκτροδίων.

4.2 Δυναμική του συστήματος

Ένα ζεύγος ηλεκτροδίων σιδήρου και χαλκού εμβαπτισμένα σε διάλυμα θειικού οξέος και θειικού χαλκού, στα οποία έχει εφαρμοσθεί σταθερή διαφορά δυναμικού V , μπορούν να παρασταθούν με ένα ισοδύναμο κύκλωμα σαν αυτό που παρουσιάζεται στο Σχ. 4.7. Όπως φαίνεται στο σχήμα αυτό, η ηλεκτροδιακή διεπιφάνεια σιδήρου/διαλύματος μπορεί να παρασταθεί ως ένας πυκνωτής C συνδεδεμένος παράλληλα με μία μη γραμμική αντίσταση Z .

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

Ο πυκνωτής C αντιστοιχεί στην ηλεκτροχημική διεπιφάνεια όπου παρατηρείται διαχωρισμός φορτίου. Θεωρώντας ότι ισχύει το υπόδειγμα Helmholtz η ηλεκτροχημική διεπιφάνεια ή διπλοστοιβάδα μπορεί να θεωρηθεί ως ιδανικός πυκνωτής με χωρητικότητα C . Η μη γραμμική αντίσταση Z αντιστοιχεί στην αντίσταση της φαρανταϊκής δράσης, δηλαδή της αντίδρασης μεταφοράς φορτίου (οξειδωση του Fe σε διασθενή ιόντα Fe^{2+}). Η μη γραμμικότητα της αντίστασης αυτής, δηλαδή η απόκλιση από την ωμική συμπεριφορά, οφείλεται στο γεγονός ότι η οξείδωση υπακούει σε κινητική σχέση τύπου Butler – Volmer.



Σχήμα 4.7: Ισοδύναμο κύκλωμα για ένα ζεύγος ηλεκτροδίων Fe και Cu υπό σταθερή διαφορά δυναμικού V .

Το ρεύμα που ρέει από τον πυκνωτή είναι I_c ενώ αυτό που ρέει από την αντίσταση είναι I_z . Προφανώς, το άθροισμα των ρευμάτων αυτών ισούται με το συνολικό ρεύμα I που ρέει από το κύκλωμα. Οι τιμές των I_c και I_z καθορίζονται από την πτώση τάσης στα άκρα της ηλεκτροχημικής διεπιφάνειας, $\Delta E = (\Phi_0 - \Phi_1)$.

Η ηλεκτροδιακή διεπιφάνεια χαλκού/διαλύματος μπορεί να παρασταθεί ως ένας πυκνωτής C' συνδεδεμένος παράλληλα με μία μη γραμμική αντίσταση Z' . Ο πυκνωτής C' αντιστοιχεί στην ηλεκτροχημική διεπιφάνεια όπου παρατηρείται διαχωρισμός φορτίου. Θεωρώντας ότι ισχύει το υπόδειγμα Helmholtz η ηλεκτροχημική διεπιφάνεια ή διπλοστοιβάδα μπορεί να θεωρηθεί ως ιδανικός πυκνωτής με χωρητικότητα C' που προφανώς θα διαφέρει από αυτή του ηλεκτροδίου σιδήρου. Η μη γραμμική αντίσταση Z' αντιστοιχεί στην αντίσταση της φαρανταϊκής δράσης, δηλαδή της αντίδρασης μεταφοράς φορτίου (αναγωγή του Cu^{2+} σε στοιχειακό χαλκό Cu). Η μη

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

γραμμικότητα της αντίστασης αυτής, δηλαδή η απόκλιση από την ωμική συμπεριφορά, οφείλεται στο γεγονός ότι η αναγωγή του χαλκού υπακούει και αυτή σε κινητική σχέση τύπου Butler – Volmer.

Το ρεύμα που ρέει από τον πυκνωτή είναι I'_c ενώ αυτό που ρέει από την αντίσταση είναι I'_z . Το άθροισμα των ρευμάτων αυτών ισούται με το συνολικό ρεύμα I που ρέει από το κύκλωμα. Οι τιμές των I'_c και I'_z καθορίζονται από την πτώση τάσης στα άκρα της ηλεκτροχημικής διεπιφάνειας του χαλκού, δηλαδή $\Delta E' = (\Phi'_0 - \Phi'_1)$.

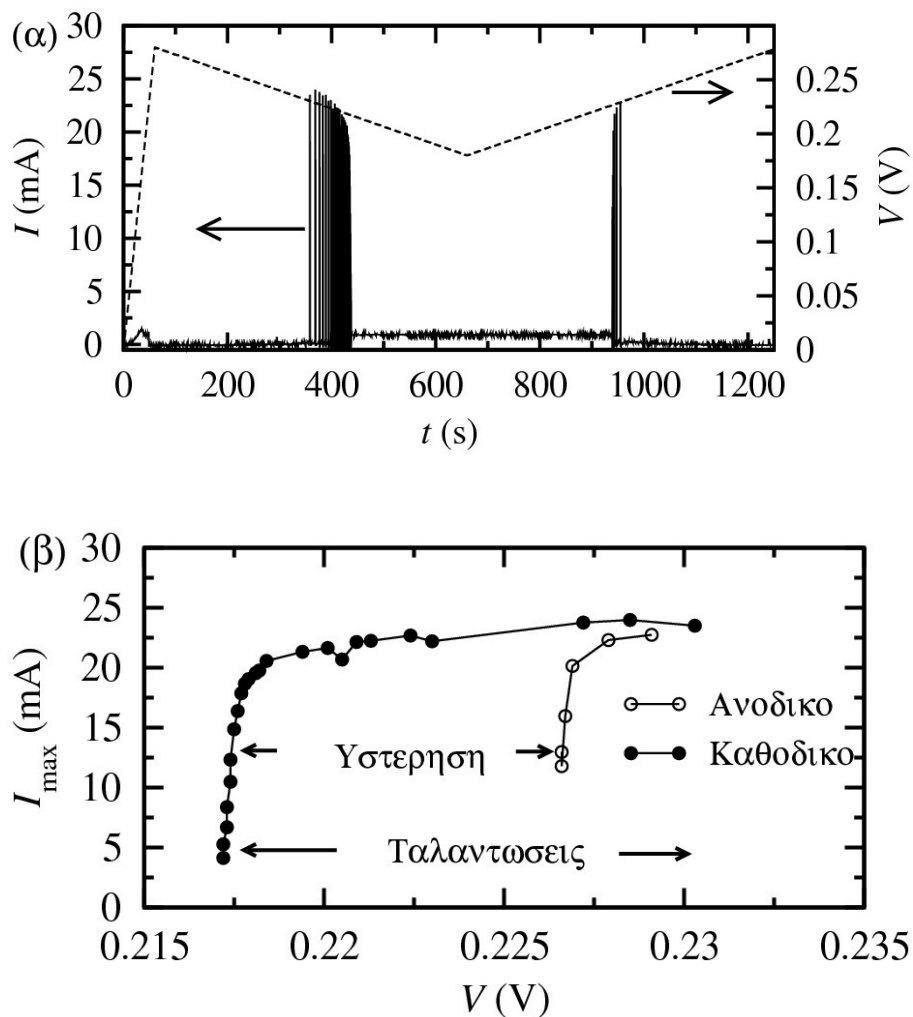
Τέλος, το συνολικό ρεύμα I που διαρρέει τα ηλεκτρόδια, διαρρέει και την ωμική αντίσταση R που μεσολαβεί μεταξύ των δύο ηλεκτροχημικών διεπιφανειών. Η αντίσταση αυτή είναι ουσιαστικά η αντίσταση του ηλεκτρολυτικού διαλύματος που υπάρχει μεταξύ των δύο ηλεκτροδίων.

Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως το σύστημα $\text{Fe} \mid 1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4$ παρουσιάζει ταλαντώσεις του ρεύματος σε διάταξη τριών ηλεκτροδίων. Επίσης το σύστημα $\text{Fe} \mid 1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4 \mid \text{Cu}$ ταλαντώνεται και αυτό αυτόνομα αν το ηλεκτρόδιο χαλκού χρησιμοποιηθεί ως κάθοδος. Συνεπώς μια πηγή πολλαπλών καναλιών μπορεί να χρησιμοποιηθεί ώστε να ελέγχεται η διαφορά δυναμικού V μεταξύ κάθε ζεύγους σιδήρου – χαλκού. Τα χαρακτηριστικά της περιοχής των ταλαντώσεων ενός ζεύγους σιδήρου - χαλκού υπό ελεγχόμενο V μπορούν να αποκαλυφθούν σαρώνοντας κυκλικά το δυναμικό V με μικρή ταχύτητα σάρωσης. Η διαδικασία αυτή παρουσιάζεται στο Σχ. 4.8(α) για ένα ζεύγος όπου η απόσταση μεταξύ των ηλεκτροδίων είναι $d = 2.5\text{cm}$. Αρχικά επιβάλλεται γρήγορη σάρωση έως την τιμή 0.280V . Για αυτή τη τιμή του δυναμικού όλος ο χαλκός έχει απομακρυνθεί από την επιφάνεια του σιδήρου και η ηλεκτροδιακή επιφάνεια του σιδήρου έχει παθητικοποιηθεί, βλ. Σχ. 4.6(α). Στη συνέχεια η σάρωση αντιστρέφεται και το δυναμικό μεταβάλλεται αργά έως τη τιμή 0.180V . Καθώς το δυναμικό μειώνεται το ρεύμα παραμένει σε πολύ χαμηλή τιμή που αντιστοιχεί στη παθητική κατάσταση αλλά ξαφνικά αρχίζει να ταλαντώνεται όταν $V = 0.30\text{V}$. Περαιτέρω μείωση του V έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση του πλάτους των ταλαντώσεων έως τη τιμή $V = 0.217\text{V}$ όπου οι ταλαντώσεις σταματούν και καταγράφεται η κατάσταση που αντιστοιχεί στη καταβύθιση άλατος. Όταν $V = 0.180\text{V}$ η φορά της σάρωσης αντιστρέφεται και πάλι και καταγράφονται ταλαντώσεις όταν $V = 0.226\text{V}$. Το πλάτος των ταλαντώσεων αυξάνεται ελαφρώς καθώς αυξάνει η τιμή V και οι ταλαντώσεις παύουν απότομα όταν $V = 0.230\text{V}$. Προφανώς σε αυτή τη διάταξη ευσταθείς ταλαντώσεις εμφανίζονται στη περιοχή

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

από 0.217V έως 0.230V αλλά υπάρχει και μια περιοχή υστέρησης από 0.217V έως 0.226V.

Η ύπαρξη της περιοχής των ταλαντώσεων και της υστέρησης γίνονται φανερές αν σχεδιασθεί το διάγραμμα του πλάτους των ταλαντώσεων ως προς το δυναμικό V . Όπως φαίνεται στο Σχ. 4.8(β) κατά την ανοδική σάρωση (λευκοί κύκλοι) οι ταλαντώσεις εμφανίζονται στα 0.226V και παύουν στα 0.230V. Το μέγιστο πλάτος που παρατηρείται είναι περίπου 22mA. Κατά τη καθοδική σάρωση (μαύροι κύκλοι) οι ταλαντώσεις εμφανίζονται στα 0.230V με πλάτος 23mA και εξαφανίζονται στα 0.217V.

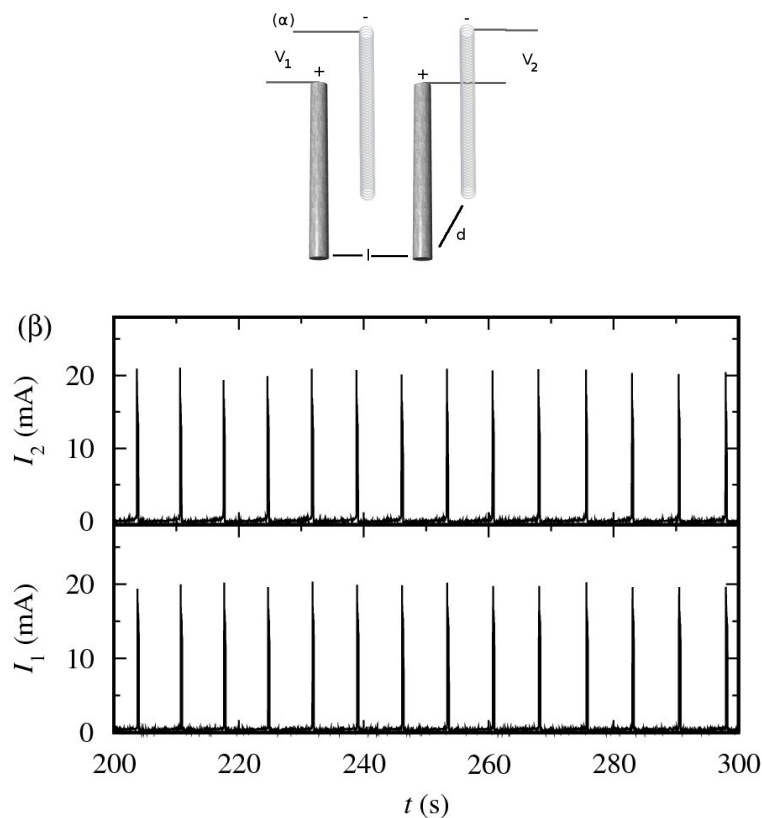


Σχήμα 4.8: (α) Απόκριση του ρεύματος του συστήματος $\text{Fe} | 1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4 | \text{Cu}$ υπό αργή μεταβολή του δυναμικού V για $d = 2.5\text{cm}$ και (β) μεταβολή του πλάτους των ταλαντώσεων.

Δίκτυα ταλαντωτών μπορούν να δημιουργηθούν εμβαπτίζοντας ένα συγκεκριμένο αριθμό ζυγών ηλεκτροδίων σε κοινό διάλυμα $1\text{M H}_2\text{SO}_4, 0.4\text{M CuSO}_4$ και εφαρμόζοντας διάφορα δυναμικού V_i

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

σε κάθε ζευγάρι ηλεκτροδίων έτσι ώστε το δυναμικό αυτό να έχει τιμές που αντιστοιχούν στην περιοχή των ταλαντώσεων. Λόγω των σχετικών μεταβολών των πτώσεων τάσης σε κάθε ηλεκτροχημική διεπιφάνεια, ΔE και $\Delta E'$, και των ιοντικών ρευμάτων στο ηλεκτρολυτικό διάλυμα I τα ταλαντούμενα ζεύγη ηλεκτροδίων αλληλεπιδρούν και φέρονται ως συζευγμένοι περιοδικοί ταλαντωτές. Η απόκριση ενός τέτοιου δικτύου εξαρτάται από την απόσταση l μεταξύ των ηλεκτροδίων που αλληλεπιδρούν και τη γεωμετρία του δικτύου δηλαδή τη σχετική θέση των ηλεκτροδίων.



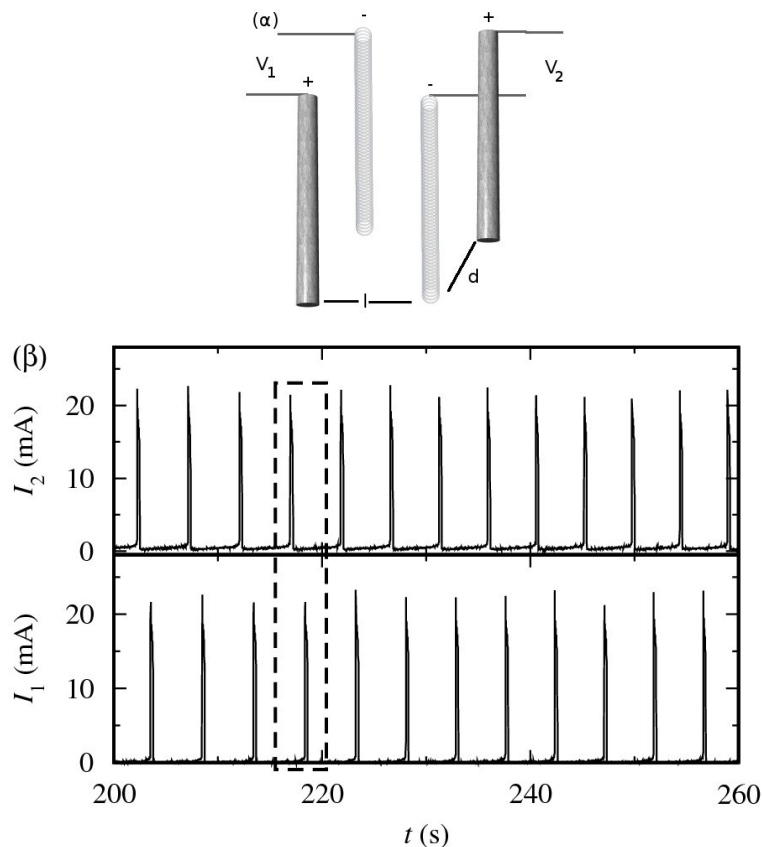
Σχήμα 4.9: (α) Σχηματική αναπαράσταση ενός δικτύου που αποτελείται από δυο ζεύγη ηλεκτροδίων όπου η αλληλεπίδραση είναι μεταξύ σιδήρου – σιδήρου και χαλκού – χαλκού και (β) αντιπροσωπευτικό παράδειγμα συγχρονισμού εντός φάσης για $V_1 = V_2 = 225 \text{ mV}$, $d = 2.5 \text{ cm}$ και $l = 0.5 \text{ cm}$.

Στο Σχ. 4.9(α) παρουσιάζεται σχηματικά η γεωμετρία ενός απλού δικτύου που αποτελείται από δυο ζεύγη ηλεκτροδίων. Οι σκουρόχρωμοι κύλινδροι παριστάνουν εγκιβωτισμένα σύρματα σιδήρου όπου μόνο η βάση τους (σχήμα δίσκου) είναι ελεύθερη να αντιδρά ενώ τα σπειράματα παριστάνουν ηλεκτρόδια χαλκού. Στο σχήμα αυτό το d παριστάνει τη απόσταση μεταξύ σιδήρου και χαλκού ενός ζεύγους που λειτουργεί υπό δυναμικό V_i και l είναι η απόσταση μεταξύ των ηλεκτροδίων που

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

αλληλεπιδρούν. Στο συγκεκριμένο παράδειγμα όπου το l είναι πολύ μικρότερο του d οι αλληλεπιδράσεις είναι μεταξύ ηλεκτροδίων ίδιας χημικής σύστασης δηλαδή μετά σιδήρου - σιδήρου και χαλκού - χαλκού. Υπο αυτή τη διαμόρφωση κάθε ζεύγος ηλεκτροδίων εμφανίζει περιοδικές ταλαντώσεις του ρεύματος I . Λόγω της σύζευξης οι ταλαντώσεις έχουν την ίδια περίοδο και σχεδόν μηδενική διαφορά φάσης δηλαδή οι ταλαντωτές συγχρονίζονται εντός φάσης. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα για $V_1=V_2=225\text{mV}$ παρουσιάζεται στο Σχ. 4.9(β).

Η επίδραση της γεωμετρίας του δικτύου παρουσιάζεται στο Σχ. 4.10. Στη περίπτωση αυτή το δίκτυο αποτελείται από δυο ζεύγη ηλεκτροδίων αλλά η αλληλεπίδραση είναι μεταξύ σιδήρου και χαλκού, Σχ. 4.10(α). Όπως φαίνεται στο Σχ. 4.10(β) για $V_1 = V_2 = 222\text{mV}$ οι ταλαντώσεις είναι περιοδικές με ίδια περίοδο αλλά σταθερή διαφορά φάσης δηλαδή οι ταλαντωτές έχουν συγχρονιστεί εκτός φάσης.

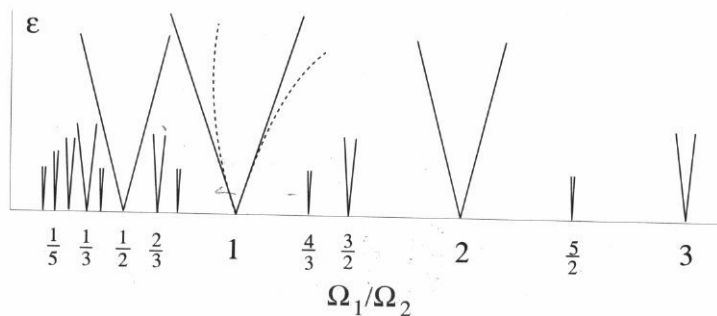


Σχήμα 4.10: (α) Σχηματική αναπαράσταση ενός δικτύου που αποτελείται από δυο ζεύγη ηλεκτροδίων όπου η αλληλεπίδραση είναι μεταξύ σιδήρου - χαλκού και (β) αντιπροσωπευτικό παράδειγμα συγχρονισμού εκτός φάσης για $V_1 = V_2 = 222\text{mV}$, $d = 2.5\text{cm}$ και $l = 0.5\text{cm}$.

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

Ο συγχρονισμός 1:1 δύο ταλαντωτών εντός φάσης λόγω της διεγερτικής αλληλεπίδρασης μεταξύ ηλεκτροδίων ίδιας ηλεκτροχημικής φύσης είναι εύκολο να παρατηρηθεί πειραματικά ακόμα και όταν οι δύο ταλαντωτές είναι αρκετά διαφορετικοί μεταξύ τους, δηλαδή ακόμα και όταν οι περίοδοι τους διαφέρουν αρκετά. Το γεγονός αυτό αποτελεί μια ένδειξη ότι η ισχύς της αλληλεπίδρασης στη περίπτωση αυτή είναι αρκετά ισχυρή.

Αντίθετα στη περίπτωση που δυο ταλαντωτές αλληλεπιδρούν με παρεμποδιστική σύζευξη, δηλαδή όταν αλληλεπιδρούν ηλεκτρόδια διαφορετικής ηλεκτροχημικής φύσης τότε συγχρονισμός εκτός φάσης 1:1 είναι σχετικά δύσκολο να παρατηρηθεί πειραματικά. Εκτός από συγχρονισμό εκτός φάσης 1:1 παρατηρείται και συγχρονισμός τύπου $k:1$ (όπου k ακέραιος αριθμός μεγαλύτερος της μονάδας ή συχνότερα συμπεριφορά μετατόπισης (drifting) όπου ο λόγος των φάσεων των δυο ταλαντωτών δεν είναι λόγος ακεραίων αριθμών.



Σχήμα 4.11 : Γλώσσες Arnold δύο συζευγμένων ταλαντωτών με ασύζευκτες συχνότητες Ω_1 και Ω_2 . Το σύμβολο ε παριστάνει την ισχύ της σύζευξης.

Η παρατήρηση αυτή οδηγεί στο συμπέρασμα ότι η παρεμποδιστική σύζευξη στο σύστημα αυτό είναι ασθενής. Η διαφορά μεταξύ των δύο τύπων διεγέρσεων μπορεί να ερμηνευτεί λαμβάνοντας υπόψη το διάγραμμα των γλωσσών Arnold δυο συζευγμένων ταλαντωτών, Σχ .4.11. Στο σχημα αυτό Ω_1 και Ω_2 είναι οι συχνότητες των δύο ασύζευκτων ταλαντωτών και ε η ισχύς της σύζευξης. Εντός των ζωνών (γλώσσες Arnold) η συζευγμένη συμπεριφορά είναι τύπου $k:m$. Εκτός των ζωνών η απόκριση είναι τύπου μετατόπισης (drifting). Από το σχήμα αυτό παρατηρούμε ότι όταν το ε είναι σχετικά μεγάλο συγχρονισμός τύπου 1:1 μπορεί να παρατηρηθεί ακόμα και όταν τα Ω_1 και Ω_2 διαφέρουν αρκετά μεταξύ τους. Η περίπτωση αυτή αντιστοιχεί στην περίπτωση της διεγερτικής

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

σύζευξης στο ηλεκτρολυτικό σύστημα, δηλαδή 1:1 συγχρονισμός μπορεί να παρατηρηθεί ακόμα και όταν οι ταλαντωτές διαφέρουν μεταξύ τους.

Στη περίπτωση που το ϵ είναι μικρό, δηλαδή η σύζευξη είναι πολύ ασθενής, συγχρονισμός 1:1 μπορεί να παρατηρηθεί μόνο όταν το Ω_1 είναι σχεδόν ίσο με το Ω_2 δηλαδή όταν οι ταλαντωτές δεν διαφέρουν σχεδόν καθόλου μεταξύ τους. Ακόμα και μια σχετικά μικρή διαφορά μεταξύ των συχνοτήτων των δύο ταλαντώτων έχει ως αποτέλεσμα τη μεταβολή της συμπεριφοράς από 1:1 συγχρονισμό σε συμπεριφορά μετατόπισης (drift). Η περίπτωση αυτή αντιστοιχεί με την παρεμποδιστική αλληλεπίδραση του ηλεκτροχημικού συστήματος.

Προκειμένου να επαληθευτεί η παραπάνω υπόθεση δημιουργήθηκε ένα δίκτυο αντίστοιχο του Σχ. 4.10(α). Αφού διπιστώθηκε ποιός από τους δύο ταλαντωτές έχει τη μεγαλύτερη περίοδο σε αυτόν συνδέθηκε σε σειρά εξωτερική μεταβλητή ωμική αντίσταση. Είναι γνωστό από προηγούμενα πειράματα ότι η εξωτερική αντίσταση έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση της περιόδου των ταλαντώσεων. Με το τρόπο αυτό αυξάνοντας την αντίσταση μπορεί να επιτευχθεί ως ένα βαθμό η εξομοίωση των δύο ταλαντωτών.

Στο Σχ. 4.12 παρουσιάζεται η απόκριση δύο ηλεκτροχημικών ταλαντωτών υπο παρεμποδιστική σύζευξη και εφαρμοζόμενο δυναμικό 235mV. Η απόσταση μεταξύ των ηλεκτροδίων κάθε ταλαντωτή είναι 2.5cm ενώ η απόσταση των ηλεκτροδίων που αλληλεπιδρούν είναι 0.5cm.

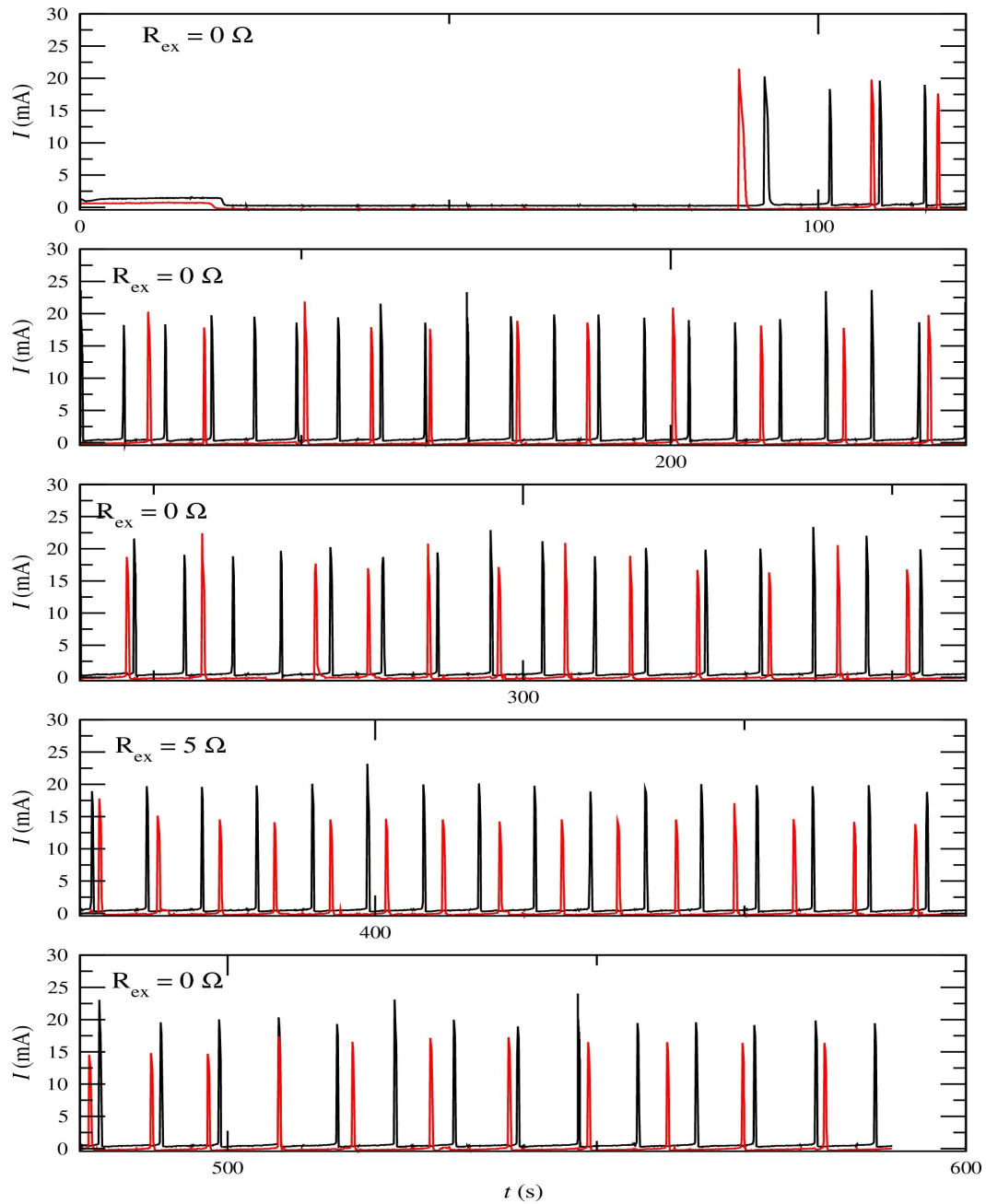
Εντός των πρώτων 360s η εξωτερική αντίσταση είναι μηδενική. Λόγω της κατασκευαστικής ανομοιομορφίας των δύο ταλαντώτων η απόκριση είναι τύπου μετατόπισης. Στο χρονικό διαστημα από 360s έως τα 480s η εξωτερική αντίσταση έχει τιμή 5Ω. Ως αποτέλεσμα ο αργός ταλαντωτής (κόκκινο χρώμα) γίνεται ταχύτερος δηλαδή η συχνότητα του γίνεται σχεδόν ίση με τη συχνότητα του γρηγορότερου ταλαντωτή (μαύρο χρώμα). Παρατηρείται ότι όταν οι διαφορές μεταξύ των δύο ταλαντωτών αμβλυνθούν τότε ο συγχρονισμός είναι 1:1 εκτός φάσης.

Μετά από τα 480s η εξωτερική αντίσταση γίνεται μηδενική. Συνεπώς οι ταλαντωτές επιστρέφουν στη προηγούμενη απόσταση τους και η απόκριση γίνεται τύπου μετατόπισης.

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

$$V_1 = 235 \text{ mV}, V_2 = 235 \text{ mV}$$

$$d = 2.5 \text{ cm}, l = 0.5 \text{ cm}$$



Σχήμα 4.12: Συγχρονισμός εκτός φάσης με συνδεδεμένη εξωτερική αντίσταση στον ταλαντωτή με την σχετικά μεγαλύτερη περίοδο (κόκκινο χρώμα)

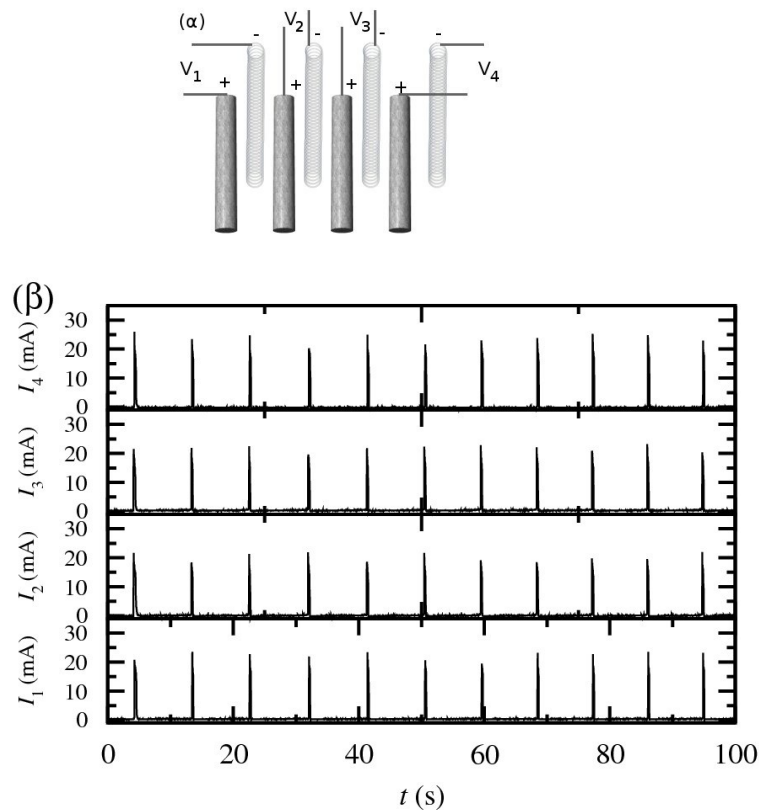
4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα

Συνεπώς προκειμένου να παρατηρηθεί 1:1 συγχρονισμός εκτός φάσης είναι απαραίτητο οι συχνότητες των ασύζευκτων ταλαντωτών να είναι σχεδόν ίδιες. Προκειμένου να επιτευχθεί αυτό θα πρέπει να ισχύει τουλάχιστον ένα από τα παρακάτω:

- Κατασκευαστικά οι ταλαντωτές να είναι απολύτως όμοιοι. Αυτό σημαίνει ότι η γεωμετρικές διαστάσεις των ηλεκτροδίων που χρησιμοποιούνται ως κάθοδοι και ως άνοδοι θα πρέπει να είναι απολύτως ίδιες και η μηχανική και ηλεκτροχημική προκατεργασία των ηλεκτροδιακών επιφανειών να είναι πανομοιότυπη.
- Το εφαρμοζόμενο δυναμικό σε κάθε ζεύγος ηλεκτροδίων να είναι διαφορετικό. Λαμβάνοντας υπόψιν ότι η περίοδος των ταλαντώσεων καθορίζεται από το εφαρμοζόμενο δυναμικό οι τιμές του μπορεί να επιλεγούν έτσι ώστε οι ασύζευκτοι ταλαντωτές να έχουν ακριβώς την ίδια περίοδο.
- Σύνδεση εξωτερικής ωμικής αντίστασης. Ακόμα και όταν οι ταλαντωτές λειτουργούν υπό την ίδια τιμή εφαρμοζόμενου δυναμικού η περίοδος μπορεί να μεταβληθεί μεταβάλλοντας τη τιμή της εξωτερικής αντίστασης.

Τα παραπάνω είδη συγχρονισμού παρατηρούνται και σε δίκτυα που αποτελούνται από παραπάνω από δυο ζεύγη ηλεκτροδίων. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα παρουσιάζεται σχηματικά στο Σχ. 4.13(α) όπου τέσσερα ζεύγη ηλεκτροδίων είναι εμβαπτισμένα στο ηλεκτρολυτικό διάλυμα. Υπό αυτή τη διαμόρφωση οι αλληλεπιδράσεις είναι μεταξύ σιδήρου - σιδήρου και χαλκού – χαλκού. Ως αποτέλεσμα όλοι οι ταλαντωτές ταλαντώνονται περιοδικά με ίδια περίοδο και σχεδόν μηδενική διαφορά φάσης. Η απόκριση του δικτύου για $V_1 = V_2 = V_3 = V_4 = 240\text{mV}$ παρουσιάζεται στο Σχ. 4.13(β) όπου είναι φανερό ότι οι ταλαντωτές συγχρονίζονται εντός φάσης.

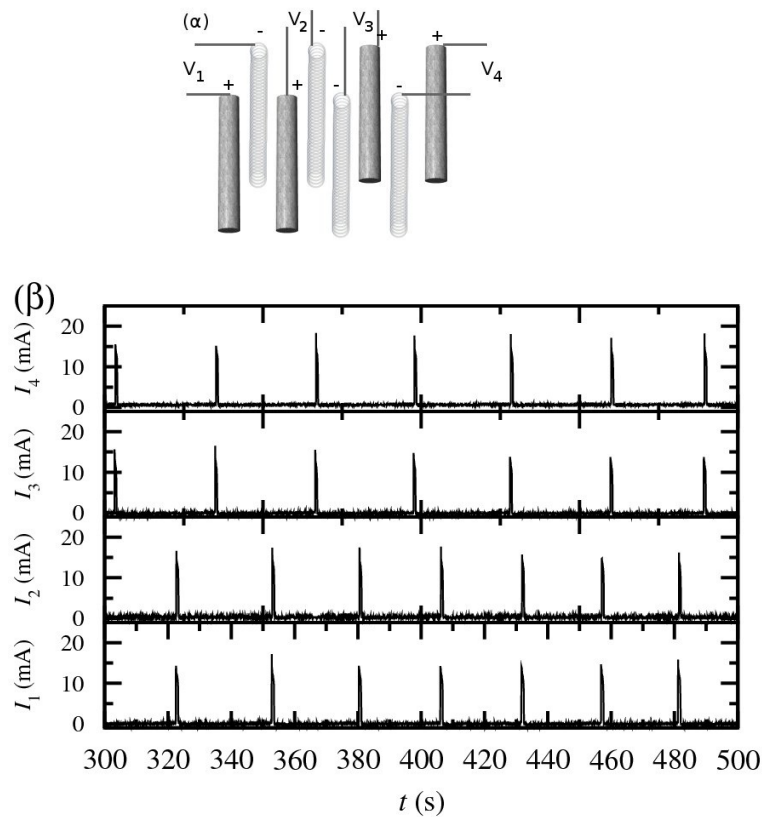
4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα



Σχήμα 4.13: Σχηματική αναπαράσταση ενός δικτύου που αποτελείται από τέσσερα ζεύγη ηλεκτροδίων όπου η αλληλεπίδραση είναι μεταξύ σιδήρου – σιδήρου και χαλκού – χαλκού και (β) αντιπροσωπευτικό παράδειγμα συγχρονισμού εντός φάσης για $V_1 = V_2 = V_3 = V_4 = 240\text{mV}$, $d = 2.5\text{cm}$ και $l = 0.5\text{cm}$.

Ιδιαίτερα ενδιαφέρουσα συμπεριφορά παρατηρείται για τη γεωμετρία που παρουσιάζεται στο Σχ. 4.14(α). Υπό αυτή τη διαμόρφωση αναμένεται συγχρονισμός εντός φάσης μεταξύ των ζευγών ένα (1) και δύο (2). Συγχρονισμός εντός φάσης αναμένεται επίσης για τα ζεύγη τρία (3) και τέσσερα (4). Όμως, λόγω των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ζευγών (2) και (3) αναμένεται συγχρονισμός εκτός φάσης για τους ταλαντωτές αυτούς. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα για αυτή τη διαμόρφωση όταν $V_1 = V_2 = V_3 = V_4 = 240\text{mV}$ παρουσιάζεται στο Σχ. 4.14(β). Από το σχήμα αυτό διαπιστώνεται ότι οι ταλαντωτές διαχωρίζονται σε ομάδες. Εντός κάθε ομάδας οι ταλαντωτές συγχρονίζονται εντός φάσης ενώ οι ομάδες συγχρονίζονται εκτός φάσης.

4. Ηλεκτροχημικά δίκτυα



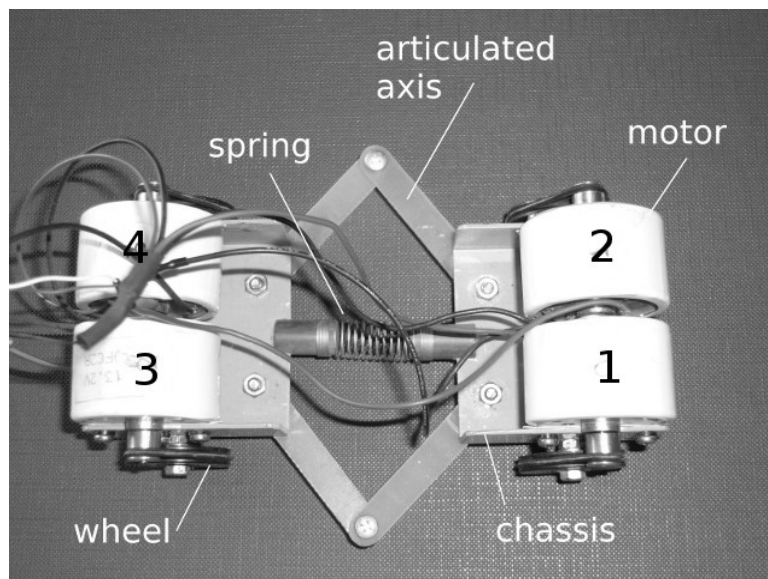
Σχήμα 4.14: (α) Σχηματική αναπαράσταση ενός δικτύου που αποτελείται από τέσσερα ζεύγη ηλεκτροδίων όπου η αλληλεπίδραση είναι μεταξύ σιδηρού – χαλκού και (β) αντιπροσωπευτικό παράδειγμα διαχωρισμού του δικτύου σε ομάδες για $V_1 = V_2 = V_3 = V_4 = 240 \text{ mV}$, $d = 2.5 \text{ cm}$ και $l = 0.5 \text{ cm}$.

Η δυνατότητα ενός δικτύου να διαχωρίζεται σε ομάδες ταλαντωτών οι οποίες συγχρονίζονται εκτός φάσης μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον έλεγχο του είδους την κίνησης απλών ρομποτικών συστημάτων, όπως θα περιγράψει στην επόμενη ενότητα. Δηλαδή, για καθορισμένη γεωμετρία του δικτύου σε κάθε ζεύγος ηλεκτροδίων εφαρμόζεται σταθερό δυναμικό V_i εντός της περιοχής των ταλαντώσεων. Ως αποτέλεσμα οι ταλαντωτές συγχρονίζονται ανάλογα με τη γεωμετρία του δικτύου. Η απόκριση κάθε ζεύγους ηλεκτροδίων τροφοδοτείται στους κινητήρες του ρομποτικού συστήματος μέσω ενός ενισχυτή. Συνεπώς ο τροχός που αντιστοιχεί σε κάθε κινητήρα θα περιστραφεί μόνο όταν το αντίστοιχο ζεύγος ηλεκτροδίων ταλαντώνεται ενώ θα παραμένει ακίνητος όταν ο ταλαντωτής βρίσκεται σε σιωπηλή κατάσταση.

5. Ρομποτικό σύστημα

Η λειτουργία του ηλεκτροχημικού δικτύου ως CPG διερευνήθηκε κατασκευάζοντας ένα ρομποτικό μηχανικό σύστημα του οποίου η κίνηση καθορίζονταν από την απόκριση του ηλεκτροχημικού δικτύου. Το ρομποτικό σύστημα παρουσιάζεται στο Σχ. 5.1 και αποτελείται από:

1. Τέσσερις ηλεκτρικούς κινητήρες οι οποίοι είναι συνδεδεμένοι μέσω ιμάντων με τέσσερις τροχούς.
2. Σασί το οποίο αποτελείται από δυο διακριτά τμήματα επί των οποίων είναι προσαρμοσμένοι οι τροχοί ανά δυο καθώς και οι αντίστοιχοι ηλεκτρικοί κινητήρες.
3. Δυο σπονδυλωτούς άξονες οι οποίοι συνδέουν τα επιμέρους τμήματα του σασί.
4. Ελατήριο που μεσολαβεί μεταξύ των δυο επιμέρους τμημάτων του σασί.



Σχήμα 5.1: Ρομποτικό μηχανικό σύστημα

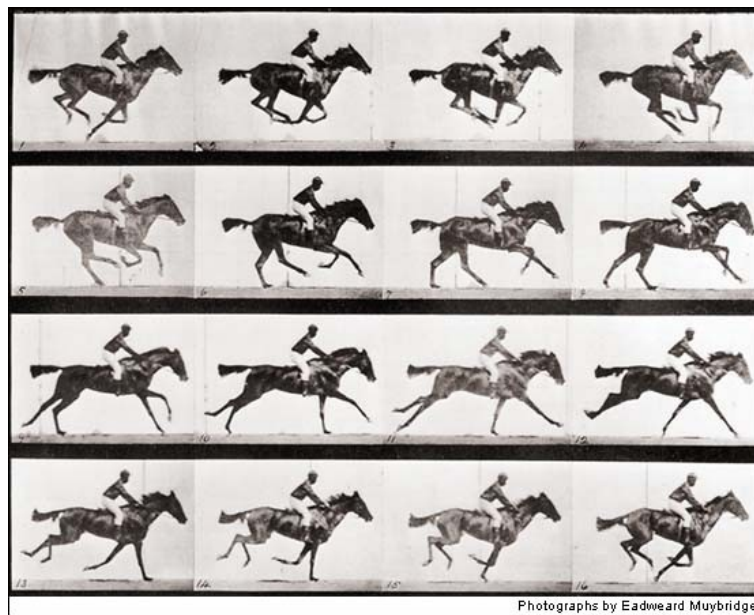
Τα ηλεκτρικά σήματα που παράγονται από το ηλεκτροχημικό δίκτυο διαβιβάζονται στους ηλεκτρικούς κινητήρες μέσω ενός ενισχυτή. Αυτά τα ηλεκτρικά σήματα καθορίζουν τόσο την έναρξη και παύση λειτουργίας των κινητήρων όσο και το τύπο της κίνησης τους. Η συγκεκριμένη κατασκευή επιτρέπει την σχεδόν ανεξάρτητη κίνηση του ρομποτικού συστήματος τόσο προς τη

5. Ρομποτικό σύστημα

διεύθυνση εμπρός - πίσω όσο και προς τη διεύθυνση δεξιά – αριστερά.

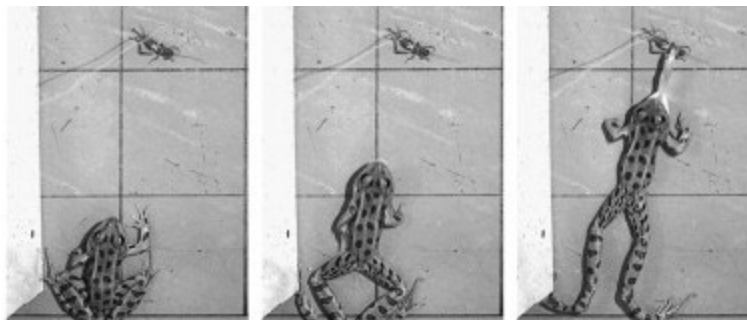
Οι δυνατότητες μετακίνησης του ρομποτικού συστήματος παρέχουν τη δυνατότητα μίμησης των παρακάτω κινήσεων έμβιων οργανισμών:

(α) Καλπασμός αλόγου: Κατά την μετακίνηση του αλόγου με καλπασμό τα τέσσερα άκρα του βρίσκονται σε συγχρονισμό σχεδόν εντός φάσης, όπως φαίνεται στο Σχ. 5.2.



Σχήμα 5.2: Καλπασμός αλόγου

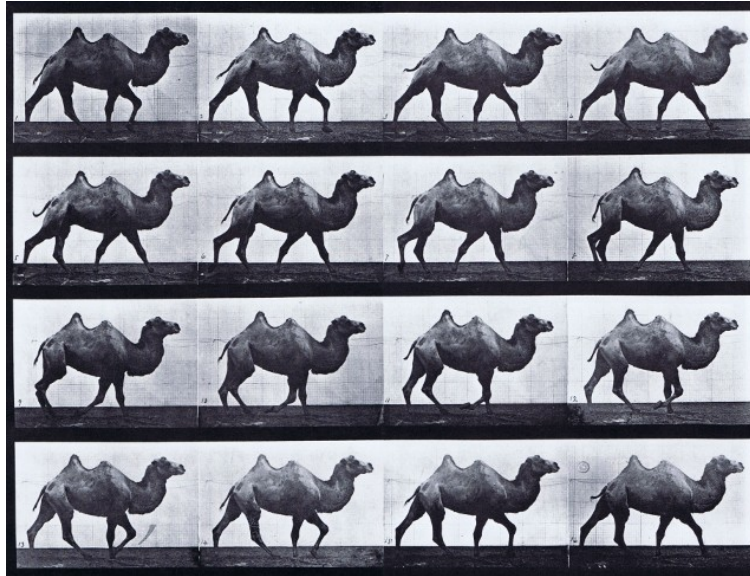
(β) Αναπήδηση βατράχου: Κατά την κίνηση αυτή, τα εμπρόσθια άκρα του βατράχου μετακινούνται εντός φάσης, διατηρώντας μία σταθερή διαφορά φάσης με τα πίσω άκρα, όπως φαίνεται στο Σχ. 5.3.



Σχήμα 5.3: Αναπήδηση βατράχου

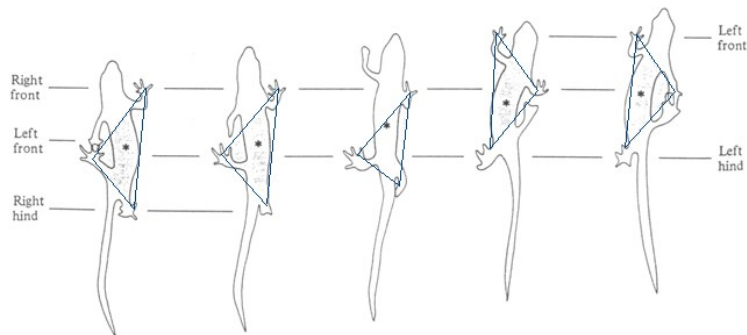
5. Ρομποτικό σύστημα

(γ) Βηματισμός καμήλας: Κατά την κίνηση αυτή, η καμήλα βαδίζει μετακινώντας ταυτόχρονα τα δύο αριστερά άκρα, τα οποία βρίσκονται εκτός φάσης με τα δύο δεξιά, βλ. Σχ. 5.4



Σχήμα 5.4: Βηματισμός καμήλας

(δ) Κίνηση σαλαμάνδρας: Κατά την μετακίνηση της, η σαλαμάνδρα κινεί ταυτόχρονα τα εμπρόσθιος δεξί και το πίσω αριστερό άκρο, τα οποία είναι εκτός φάσης με τα άλλα δύο, όπως φαίνεται στο Σχ. 5.5.



Σχήμα 5.5: Κίνηση σαλαμάνδρας

5. Ρομποτικό σύστημα

6.Κίνηση μέσω ηλεκτροχημικών δικτύων

Η δυνατότητα του ηλεκτροχημικού δικτύου να σχηματίζει ομάδες ταλαντωτών οι οποίοι βρίσκονται συγχρονισμένοι εκτός φάσης μπορεί να χρησιμοποιηθεί έτσι ώστε να καθορίζεται ο τρόπος μετακίνησης του ρομποτικού μηχανικού συστήματός που περιγράφεται στο Κεφ. 5. Για δεδομένη γεωμετρία του δικτύου μια καθορισμένη τιμή δυναμικού V_i εφαρμόζεται μεταξύ των ηλεκτροδίων που αποτελούν ένα ζεύγος. Το δυναμικό V_i έχει τιμή που να αντιστοιχεί σε ταλαντούμενη απόκριση του ηλεκτροδίου. Ως αποτέλεσμα οι ταλαντωτές συγχρονίζονται με τρόπο που καθορίζεται από τη γεωμετρία του δικτύου. Η έξοδος κάθε ζεύγους ηλεκτροδίων αποτελεί την είσοδο κάθε ηλεκτρικού κινητήρα. Συνεπώς ο τροχός που σχετίζεται με κάθε κινητήρα θα περιστραφεί μόνο όταν λαμβάνει χώρα ένας ηλεκτρικός παλμός ενώ θα παραμένει ακίνητος όταν ο ταλαντωτής βρίσκεται στη σιωπηλή του κατάσταση.

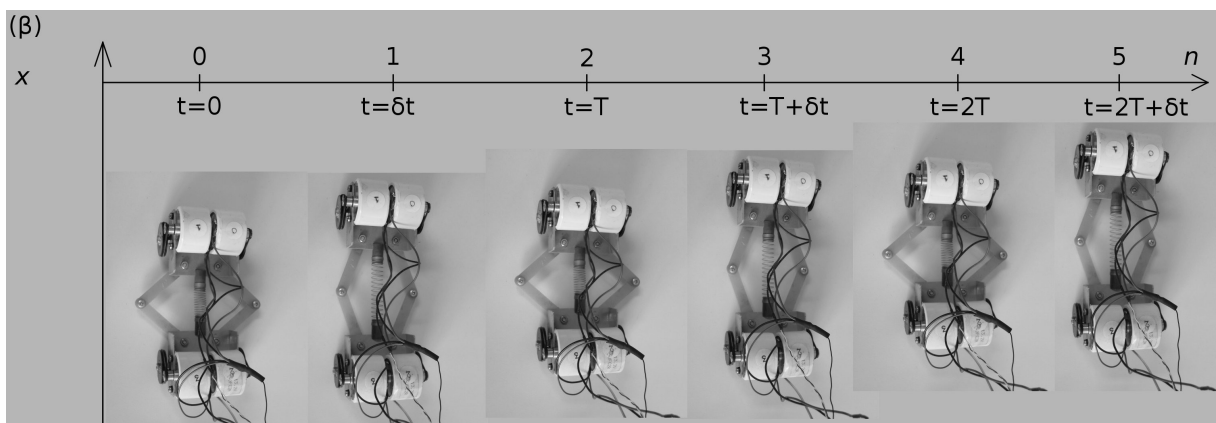
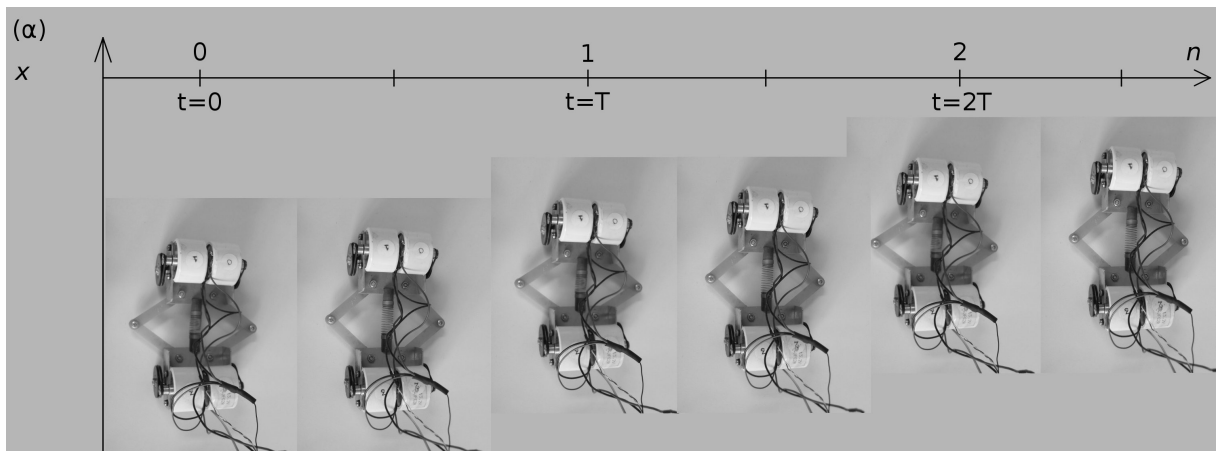
Σύμφωνα με τα παραπάνω αναμένονται τέσσερα είδη κίνησης:

1. *Καλασμός*: Αυτό το είδος της κίνησης συμβαίνει όταν όλοι οι ταλαντωτές είναι συγχρονισμένοι εντός φάσης. Στην περίπτωση αυτή και οι τέσσερις τροχοί αναμένεται να περιστρέφονται ταυτόχρονα. Ως συνέπεια το ρομποτικό σύστημα θα μετακινηθεί με διεύθυνση προς τα εμπρός. Προφανώς στην περίπτωση αυτή η μετακίνηση λαμβάνει χώρα σε ένα στάδιο δηλαδή εντός μιας περιόδου T , βλ. Σχ.6.1(α).
2. *Αναπήδηση*: Η κίνηση αυτή λαμβάνει χώρα όταν ο ταλαντωτής ένα και δυο συγχρονίζονται εντός φάσης,ο ταλαντωτές τρία και τέσσερα εντός φάσης ενώ η ομάδα των ένα δυο και τρία τέσσερα συγχρονίζονται εκτός φάσης. Στην περίπτωση αυτή δυο τροχοί αναμένεται να περιστραφούν ταυτόχρονα (π.χ. οι δυο τροχοί στο εμπρόσθιο μέρος του σασί) ενώ οι άλλοι δυο τροχοί (π.χ. στο πίσω μέρος του σασί) παραμείνουν ακίνητοι. Μετά από ένα διάστημα δt που αντιστοιχεί στη διαφορά φάσης μεταξύ των οπάρων, οι άλλοι δυο τροχοί θα περιστραφούν όσο οι πρώτοι παραμένουν ακίνητοι. Ως αποτέλεσμα η κίνηση επιτυγχάνεται σε δυο στάδια ενός μιας περιόδου T , βλ. Σχ. 6.1(β).
3. *Βηματισμός τύπου A*: Η κίνηση αυτή αντιστοιχεί στην περίπτωση όπου οι ταλαντωτές ένα και τέσσερα είναι συγχρονισμένοι εντός φάσης, οι ταλαντωτές δυο και τρία είναι συγχρονισμένοι εντός φάσης και οι ομάδες ένα τέσσερα και δυο τρία είναι συγχρονισμένες εκτός φάσης. Ως αποτέλεσμα δυο τροχοί αναμένεται να περιστραφούν ταυτόχρονα (π.χ. ο

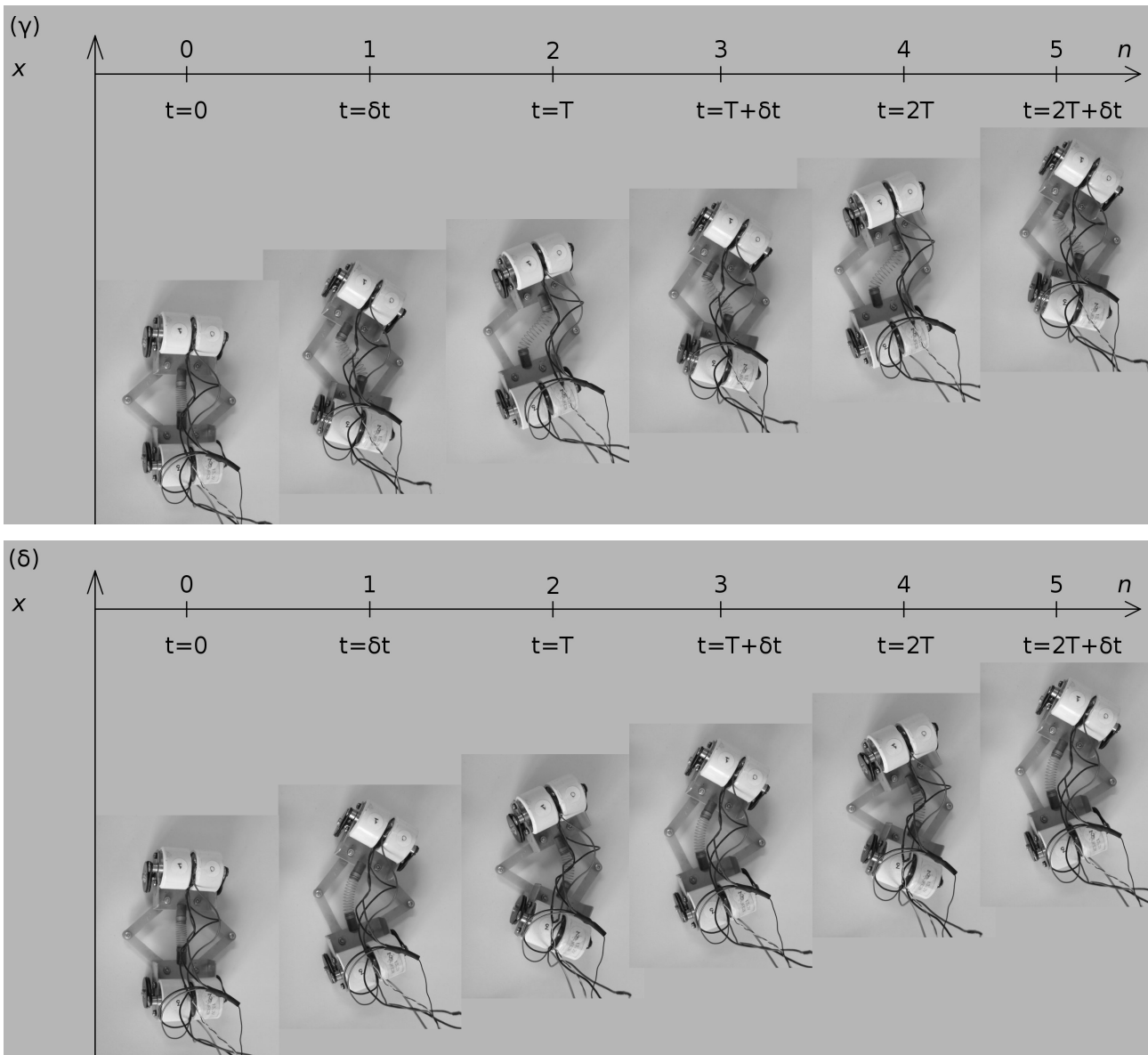
6. Κίνηση μέσω ηλεκτροχημικών δικτύων

αριστερός και ο αριστερός οπίσθιος) ενώ οι άλλοι δυο τροχοί (π.χ. ο δεξιός εμπρός και ο δεξιός οπίσθιος) παραμένουν ακίνητοι. Μετά από ένα διάστημα δt που αντιστοιχεί στη διαφορά φάσης μεταξύ των ομάδων, οι άλλοι δυο τροχοί θα περιστραφούν όσο οι πρώτοι παραμένουν ακίνητοι. Ως αποτέλεσμα η κίνηση επιτυγχάνεται σε δυο στάδια εντός μιας περιόδου T , βλ. Σχ.6.1(γ)

4. *Βηματισμός τύπου B*: Η κίνηση αυτή αντιστοιχεί στην περίπτωση όπου οι ταλαντωτές ένα και τρία είναι συγχρονισμένοι εντός φάσης, οι ταλαντωτές δυο και τέσσερα είναι συγχρονισμένοι εντός φάσης και οι ομάδες ένα - τρία και δύο - τέσσερα είναι συγχρονισμένες εκτός φάσης. Ως αποτέλεσμα δυο τροχοί αναμένεται να περιστραφούν ταυτόχρονα (π.χ. ο αριστερός εμπρός και ο δεξιός οπίσθιος) ενώ οι άλλοι δυο τροχοί (π.χ. ο δεξιός εμπρός και ο αριστερός οπίσθιος) παραμένουν ακίνητοι. Μετα από ένα διάστημα δt που αντιστοιχεί στη διαφορά φάσης μεταξύ των ομάδων, οι άλλοι δυο τροχοί θα περιστραφούν όσο οι πρώτοι παραμένουν ακίνητοι. Ως αποτέλεσμα η κίνηση επιτυγχάνεται σε δυο στάδια εντός μιας περιόδου T , βλ. Σχ.61(δ).



6.Κίνηση μέσω ηλεκτροχημικών δικτύων



Σχήμα 6.1: Είδη μετακίνησης του ρομποτικού συστήματος τα οποία καθορίζονται από ηλεκτροχημικό δίκτυο τεσσάρων ταλαντωτών: (α) καλπασμός, (β) αναπήδηση, (γ) βηματισμός τύπου A και (δ) βηματισμός τύπου B.

6.Κίνηση μέσω ηλεκτροχημικών δικτύων

7. Συμπεράσματα

1. Η εμφάνιση ενός ηλεκτροδίου σιδήρου σε όξινο διάλυμα ιόντων δισθενούς χαλκού έχει ως αποτέλεσμα την αυθόρμητη επικάλυψη του σιδήρου με στοιχειακό χαλκό. Η πλήρης κάλυψη ενός ηλεκτροδίου επιφάνειας 0.00785 cm^2 γίνεται σε διάστημα περίπου 600 s.
2. Κατά την ανοδική οξείδωση ενός ηλεκτροδίου σιδήρου σε όξινο διάλυμα ιόντων δισθενούς χαλκού και πριν την πλήρη κάλυψη του με στοιχειακό χαλκό παρατηρείται η εξής αλληλουχία δράσεων:
 - Οξείδωση του σιδήρου σε δισθενή σίδηρο
 - Καταβύθιση άλατος του σιδήρου στην ηλεκτροδιακή επιφάνεια
 - Οξείδωση του στοιχειακού χαλκού σε δισθενή χαλκό
 - Οξείδωση του σιδήρου σε οξείδιο του σιδήρου (παθητικοποίηση)
3. Κατά την ανοδική οξείδωση ενός ηλεκτροδίου σιδήρου σε όξινο διάλυμα ιόντων δισθενούς χαλκού και μετά την πλήρη κάλυψη του με στοιχειακό χαλκό παρατηρείται η εξής αλληλουχία δράσεων:
 - Οξείδωση του στοιχειακού χαλκού σε δισθενή χαλκό
 - Οξείδωση του σιδήρου σε οξείδιο του σιδήρου (παθητικοποίηση)
4. Ο ρυθμός ηλεκτροδιάλυσης του σιδήρου και απόθεσης του χαλκού σε όξινο διάλυμα δισθενών ιόντων χαλκού αυξάνει μετά από ηλεκτροχημική κατεργασία του ηλεκτροδίου.
5. Το οξείδιο του σιδήρου που σχηματίζεται κατά την ανοδική οξείδωση είναι ασταθές εντός μίας περιοχής επιβαλλόμενου δυναμικού. Η αστάθεια οδηγεί στην εμφάνιση περιοδικών ταλαντώσεων του ρεύματος υπό ποτενσιοστατικές συνθήκες.
6. Η περίοδος των ταλαντώσεων του ρεύματος αυξάνει καθώς το δυναμικό του ηλεκτροδίου γίνεται θετικότερο. Το πλάτος τους παραμένει σχετικά σταθερό.
7. Οι ταλαντώσεις του ρεύματος εμφανίζονται και εξαφανίζονται με υστέρηση, θεωρώντας το

7. Συμπεράσματα

δυναμικό του ηλεκτροδίου ως παράμετρο του συστήματος.

8. Η αστάθεια του οξειδίου και οι ταλαντώσεις παρατηρούνται τόσο σε διάταξη τριών ηλεκτροδίων όσο και σε διάταξη δύο ηλεκτροδίων, χρησιμοποιώντας χαλκό ως κάθοδο.
9. Η εμφάνιση ενός αριθμού ζευγών ηλεκτροδίων σε όξινο διάλυμα ιόντων δισθενούς χαλκού έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία δικτύου όπου η επικοινωνία των ηλεκτροδίων γίνεται μέσω του ηλεκτρολυτικού διαλύματος.
10. Η αλληλεπίδραση των ταλαντούμενων ζευγών ηλεκτροδίων μέσω ομοειδών ηλεκτροδίων έχει ως αποτέλεσμα το συγχρονισμό εντός φάσης.
11. Η αλληλεπίδραση των ταλαντούμενων ζευγών ηλεκτροδίων μέσω ηλεκτροδίων διαφορετικής χημικής σύστασης έχει ως αποτέλεσμα το συγχρονισμό εκτός φάσης.
12. Υπό συγκεκριμένες γεωμετρίες του δικτύου παρατηρείται ομαδοποίηση των ταλαντωτών. Εντός των ομάδων οι ταλαντώσεις είναι εντός φάσης ενώ οι ταλαντώσεις μεταξύ των ομάδων είναι εκτός φάσης.
13. Ο συγχρονισμός και ομαδοποίηση των ταλαντωτών επιτρέπει τη λειτουργία του δικτύου ως Γεννήτρια Κεντρικού Προτύπου.
14. Η ηλεκτρική απόκριση του ηλεκτροχημικού δικτύου έχει τη δυνατότητα να μετακινήσει κατάλληλα σχεδιασμένο ρομποτικό σύστημα, σύμφωνα με το παραγόμενο Πρότυπο.

8. Αναφορές

Αριστοτέλης, Περί ζώων μορίων 2 - Περί ζώων κινήσεως -Περί πορείας ζώων, (1994) Εκδόσεις Κάκτος, Αθήνα

Agrawal R, Kapoor M (1982) J S Afr Inst Min Metall 82:106

Alemanly C, Diard JP, Gorrec BL, Montella C (1996) Electrochem Acta 41:1483

Alkire R, Cangellari A (1989) J. Electrochem Soc 136:913

Amatore C, Brown A, Thouin L, Warkocz JS (1998) CR Acad Sci Paris IIC 1:509

Cohen A (1987) J Neurosci Meth 21:113

Cole K.S. (1941) J. Gen. Physiol. 25: 29

Dayan P, Abbott L (2001) Theoretical neuroscience: computational and mathematical modeling of neural systems. The MIT Press, Cambridge

DeFelice L., Introduction to Membrane Noise, Plenum (1981)

DeZeeuw C.I. et al. (1998) Trends Neurosci. 21: 391

Ekeberg O (1993) Biol Cybern 69:363

Fishman H.M. et al. (1977) J. Memb. Biol. 32: 255

Hooper SL (2001) Current Biology 10:R176

Hu H. et al. (2002) J. Physiol. 545: 783

Hudspeth A. (1985) Science 230 : 745

Hutcheon B. et al. (1996) J. Neurophysiol. 76: 683

Ijspeert A (2000) Virtual worlds vol 1834, Lecture notes in computer science. Springer, Berlin, pp 225–234

Ijspeert A, Crespi A, Cabelguen JM (2005) Neuroinformatics 3:171

Jahnsen H. And S. Karnup (1994) Brain Research 666: 9

Kandel R. Eric, James H. Schwartz, Thomas M. Jessel (2009) Νευροεπιστημη και συμπεριφορα. ΠΕΚ, Ηρακλειο.

Karantonis A, Koutalidi S (2012) J Appl Electrochem 42:689

8. Αναφορές

- Karantonis A, Koutsaftis D, Kouloumbi N (2009) *Electrochim Acta* 55:374
- Karantonis A, Miyakita Y, Nakabayashi S (2002) *Phys Rev E* 65:046213
- Karantonis A, Pagitsas M, Miyakita Y, Nakabayashi S (2004) *J Phys Chem B* 108:5836
- Kopell N, Ermentrout G (1988) *Math Biosci* 90:87
- Lampl and Y. Yarom (1993) *J. Neurophysiol.* 70: 2181
- Lampl and Y. Yarom (1997) *J. Neuroscience* 78: 325
- Miyakita Y, Karantonis A, Nakabayashi S (2002) *Chem Phys Lett* 362:461
- Moore L.E. And B.N. Christensen (1985) *J. Neurophysiol.* 53: 636
- Sadeghi S, Thompson M (2010) *BioSystems* 102:99
- Sadeghi S, Thompson M (2010) *Phys Chem Chem Phys* 12:6795
- Sazou D, Karantonis A, Pagitsas M (1993) *Int J Bifurc Chaos* 3:981
- Sigvardt K, Williams T (1992) *Semin Neurosci* 4:37
- Taga G (1998) *Biol Cybern* 78:9
- Wei W, Lee C, Chen H (1994) *Langmuir* 10:1980