

ΠΡΟΣΟΜΕΙΩΣΗ ΤΗΣ ΝΕΥΡΟΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΗΣ ΗΛΕΚΤΡΙΚΗΣ ΣΥΝΑΨΗΣ ΜΕΣΩ ΗΛΕΚΤΡΟΧΗΜΙΚΩΝ ΘΥΣΑΝΟΕΙΔΩΝ ΤΑΛΑΝΤΩΤΩΝ

Α. Καραντώνης, Δ. Κουτσαύτης, Ν. Κουλουμπή

Τομέας Επιστήμης και Τεχνικής των Υλικών, Σχολή Χημικών Μηχανικών,
Εθνικό Μετσόβιο Πολυτεχνείο, 15780 Ζωγράφου, Αθήνα

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η ηλεκτρική σύναψη μεταξύ των κυτταρικών μεμβρανών των νευροφυσιολογικών νευρώνων επιτρέπει την επικοινωνία τους και το σχηματισμό νευρωνικών δικτύων που έχουν τη δυνατότητα να επιτελούν πολύπλοκες λειτουργίες (λογικές πράξεις, απομνημόνευση, αναγνώριση κ.λ.π.). Η δυνατότητα αυτή καθορίζεται τόσο από τα βιοχημικά / φυσικοχημικά χαρακτηριστικά των μεμβρανών όσο και από τις μη-γραμμικές δυναμικές ιδιότητές τους. Στην εργασία αυτή, η νευροφυσιολογική ηλεκτρική σύναψη προσομοιάζεται πειραματικά με ένα δίκτυο συζευγμένων ηλεκτροχημικών διεπιφανειών. Το ηλεκτρικό ρεύμα που αντιστοιχεί σε κάθε ηλεκτροχημική διεπιφάνεια ταλαντώνεται αυτόνομα, δηλαδή κάθε μέλος του ηλεκτροχημικού δικτύου είναι ένας αυτόνομος μη-γραμμικός ταλαντωτής. Διερευνάται η δυνατότητα συγχρονισμού του ηλεκτροχημικού δικτύου και η επίδραση της έντασης και του είδους της σύζευξης όταν οι ταλαντώσεις είναι θυσανοειδούς τύπου. Τα πειραματικά αποτελέσματα συγκρίνονται με αντίστοιχα δίκτυα θυσανοειδών νευρωνικών ταλαντωτών.

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η διεπιφάνεια μεταξύ μετάλλου/ηλεκτρολύτη αποτελεί ένα είδος εκλεκτικά περατής διεπιφάνειας που επιτρέπει τη διέλευση κάποιων χημικών ειδών ενώ παρεμποδίζει τη διέλευση άλλων. Οι ιδιότητες της διεπιφάνειας αυτής καθορίζονται από τη χημική σύσταση των δύο φάσεων και από τη διαφορά δυναμικού της. Δεδομένου ότι η ηλεκτροχημική διεπιφάνεια διαχωρίζει ηλεκτρικά φορτία μπορεί να παρασταθεί ως ένας πυκνωτής συνδεδεμένος παράλληλα με μία σύνθετη αντίσταση.

Πολλά είδη ηλεκτροχημικών διεπιφανειών είναι αυθόρμητα ενεργά, με τη δυναμική έννοια του όρου, όταν βρίσκονται μακριά από την ισορροπία, π.χ. κατά τη διάρκεια ενός ποτενσιοστατικού ή γαλβανοστατικού πειράματος. Υπό αυτές τις συνθήκες, η διεπιφάνεια μπορεί να είναι διεγερσιμη, διπλά ευσταθής ή ταλαντούμενη, ανάλογα με την κινητική των ηλεκτροδιακών δράσεων και τα φαινόμενα μεταφοράς μάζας στο ηλεκτρολυτικό διάλυμα. Μεταξύ των διαφόρων τύπων ταλαντούμενης απόκρισης έχουν παρατηρηθεί απλές περιοδικές και θυσανοειδείς ταλαντώσεις, όπως στην περίπτωση της ηλεκτροδιάλυσης / παθητικοποίησης του σιδήρου σε διαλύματα θεικού οξέος. Η χαρακτηριστική απόκριση του συστήματος αυτού είναι περιοδικές ταλαντώσεις [1] αλλά υπό την παρουσία μικρής ποσότητας αλογόνων οι απλές ταλαντώσεις μετατρέπονται σε θυσανοειδείς. Στην περίπτωση αυτή, διαστήματα ηρεμίας διακόπτονται από περιόδους ταλαντώσεων μεγάλης έντασης [2].

Η νευροφυσιολογική μεμβράνη είναι και αυτή επίσης μία εκλεκτικά περατή διεπιφάνεια, η οποία μπορεί να θεωρηθεί ως ένας πυκνωτής συνδεδεμένος παράλληλα με μία αντίσταση. Μηχανισμοί ιοντικών αντλιών διατηρούν μία διαφορά συγκέντρωσης μεταξύ του εσωτερικού και του εξωτερικού της μεμβράνης και έχουν ως αποτέλεσμα την κίνηση ιόντων μέσα από τα ιοντικά κανάλια. Υπό αυτές τις συνθήκες το νευρωνικό κύτταρο βρίσκεται μακριά από την ισορροπία και η μεμβράνη μπορεί να είναι διεγερσιμη, διπλά ευσταθής ή ταλαντούμενη. Συχνά οι ταλαντώσεις του δυναμικού της νευρωνικής μεμβράνης είναι θυσανοειδούς τύπου και διαδραματίζουν έναν ιδιαίτερο ρόλο στην επεξεργασία την πληροφορίας από τα νευρωνικά δίκτυα [3,4].

Λόγω της ιδιαίτερης σημασίας των θυσανοειδών ταλαντώσεων στα νευρωνικά συστήματα, έχει μελετηθεί συστηματικά η συμπεριφορά συζευγμένων νευρωνικών θυσανοειδών ταλαντωτών. Έχει παρατηρηθεί ότι υπάρχουν τουλάχιστον τρία είδη συγχρονισμού, δηλαδή συγχρονισμός των ταλαντώσεων, συγχρονισμός των θυσάνων καθώς και πλήρης συγχρονισμός, δηλαδή ταυτόχρονη εκδήλωση ταλαντώσεων και θυσάνων [5].



Σχήμα 1. Σχηματική απεικόνιση της πειραματικής διάταξης

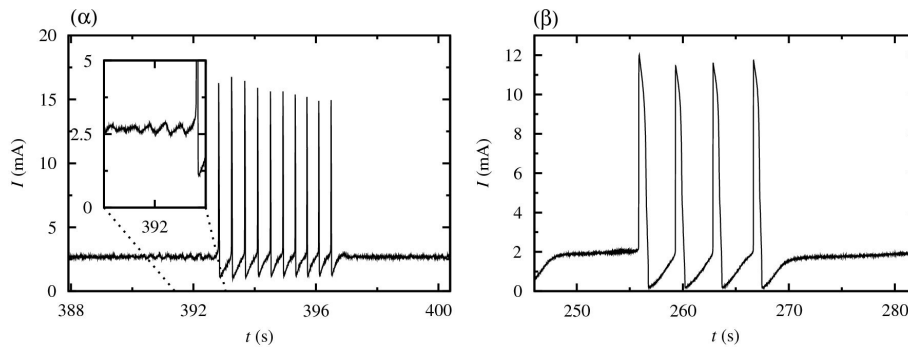
Η παρούσα εργασία βασίζεται στη φαινομενολογική ομοιότητα μεταξύ των νευροφυσιολογικών κυττάρων και της ηλεκτροχημικής διεπιφάνειας. Παρουσιάζονται τα είδη θυσανοειδών ταλαντώσεων που παρατηρούνται στο σύστημα Fe / H₂SO₄ παρουσία ιόντων χλωρίου για διαφορετικές τιμές εφαρμοζόμενου δυναμικού. Επίσης, παρουσιάζονται τα φαινόμενα συγχρονισμού που παρατηρούνται σε ένα απλό δίκτυο συζευγμένων ηλεκτροχημικών θυσανοειδών ταλαντωτών αποτελούμενο από δύο ηλεκτρόδια σιδήρου. Μελετάται η δυνατότητα συγχρονισμού, η επίδραση του είδους της σύζευξης (παρεμποδιστική ή διεγερτική) καθώς και η επίδραση του είδους των θυσανοειδών ταλαντώσεων.

ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

Τα δύο ηλεκτρόδια εργασίας αποτελούνταν από σύρμα Fe (Sigma-Aldrich, 99.9%) διαμέτρου 1 mm. Τα σύρματα ήταν εγκιβωτισμένα σε ρητίνη με τρόπο ώστε οι ηλεκτροχημικές δράσεις να λαμβάνουν χώρα στη βάση των συρμάτων που είχε σχήμα κυκλικού δίσκου. Η απόσταση d μεταξύ των δύο κυκλικών δίσκων ήταν 3, 5 ή 8 mm. Οι μετρήσεις έγιναν σε ηλεκτροχημικό κελί τριών ηλεκτροδίων με ηλεκτρόδιο Ag/AgCl/KCl ως ηλεκτρόδιο αναφοράς και ηλεκτρόδιο άνθρακα (διάμετρος 6.25 mm) ως βοηθητικό. Η απόσταση l μεταξύ του ηλεκτροδίου αναφοράς και των ηλεκτροδίων εργασίας καθορίζονταν με ειδική πειραματική διάταξη. Το ηλεκτρικό δυναμικό ελέγχονταν από ποτενσιοστάτη EG&G PAR 263A. Τα ηλεκτρόδια εργασίας συνδέονταν με τον ποτενσιοστάτη μέσω αντιστάσεων 1 Ω. Η πτώση τάσης σε κάθε αντίσταση καταγράφονταν από ψηφιακό παλμογράφο Yokogawa DL 708E. Το ηλεκτρολυτικό διάλυμα ήταν 0.75 M H₂SO₄ (Panreac, PA), 15 mM NaCl. Η σχηματική απεικόνιση της πειραματικής διάταξης παρουσιάζεται στο Σχήμα 1.

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ - ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Κατά τη ανοδική πόλωση του σιδήρου σε διάλυμα 0.75 M H₂SO₄, 15 mM NaCl υπό ποτενσιοστατικές συνθήκες, το ρεύμα ταλαντώνεται αυθόρμητα σε μία περιοχή τιμών του εφαρμοζόμενου δυναμικού V . Χαρακτηριστικά παραδείγματα δύο τύπων θυσανοειδών ταλαντώσεων του ρεύματος στο σύστημα Fe / 0.75 M H₂SO₄, 15 mM NaCl παρουσιάζονται στο Σχήμα 2. Οι αυξομειώσεις του ρεύματος έχουν τη μορφή θυσανοειδών ταλαντώσεων, δηλαδή διαστήματα ηρεμίας διακόπτονται από διαστήματα ταλαντώσεων μεγάλης έντασης. Το είδος των θυσανοειδών ταλαντώσεων εξαρτάται από τη τιμή του V . Σε λιγότερο ανοδικές τιμές οι θυσανοειδείς ταλαντώσεις είναι ελλειπτικού τύπου και χαρακτηρίζονται από την εμφάνιση μικρών - σχεδόν αρμονικών - ταλαντώσεων εντός της περιοχής ηρεμίας και σταθερή περίοδο

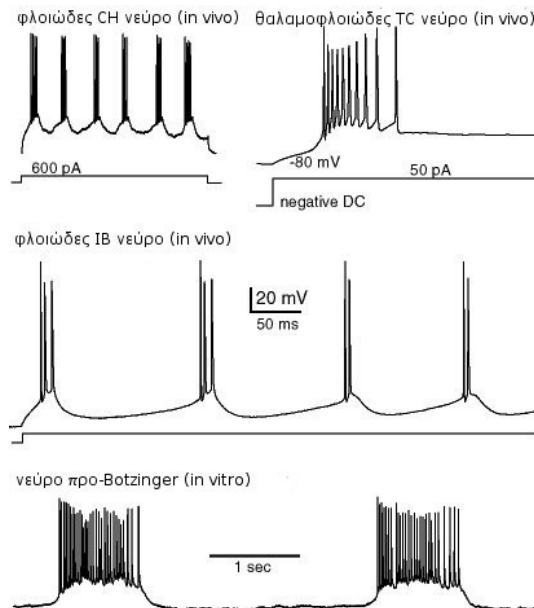


Σχήμα 2. Θυσανοειδείς ταλαντώσεις του ρεύματος (α) ελλειπτικού τύπου για $V = 285$ mV και (β) τύπου τετραγωνικού κύματος για $V = 350$ mV.

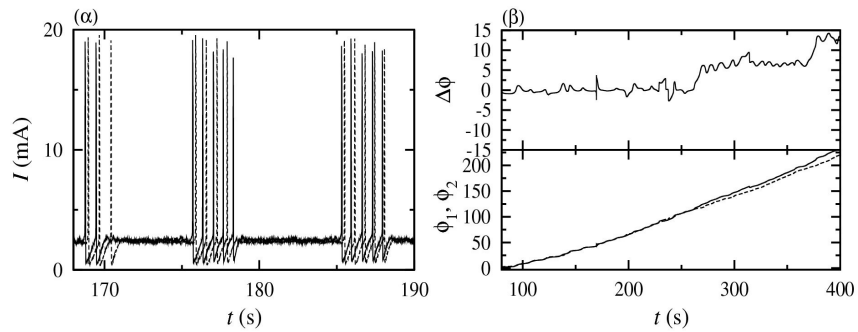
μεταξύ των έντονων ταλαντώσεων (εντός του θυσάνου). Σε περισσότερο ανοδικές τιμές οι θυσανοειδείς ταλαντώσεις είναι τύπου τετραγωνικού κύματος και χαρακτηρίζονται από την απουσία αρμονικών ταλαντώσεων και αύξηση της περιόδου εντός του θυσάνου.

Από τα παραπάνω αποτελέσματα είναι φανερό ότι η γέννηση θυσανοειδών ταλαντώσεων κατά την ηλεκτροδιάλυση / παθητικοποίηση του σιδήρου οφείλεται στην παρουσία χλωριόντων στο ηλεκτρολυτικό διάλυμα. Στην περίπτωση των νευρώνων η ύπαρξη θυσανοειδών ταλαντώσεων, παραδείγματα των οποίων παρουσιάζονται στο Σχήμα 3, θεωρείται οφείλεται στη συνύπαρξη δύο διακριτών διαδικασιών: την ταχεία διεργασία που έχει ως αποτέλεσμα την αυθόρμητη αυξομείωση του ηλεκτρικού δυναμικού και την αργή διεργασία που μεταβάλλει με τέτοιο τρόπο τις παραμέτρους του συστήματος ώστε αυτό να μεταβαίνει περιοδικά εντός κι εκτός της περιοχής των γρήγορων αυξομειώσεων του δυναμικού.

Η ύπαρξη διαφορετικού τύπου θυσανοειδών ταλαντώσεων για διαφορετικές τιμές του V στο σύστημα $\text{Fe}/0.75 \text{ M H}_2\text{SO}_4, 15 \text{ mM NaCl}$ αποτελεί μία ένδειξη ότι τα χλωριόντα συμμετέχουν σε μία διεργασία που έχει ως αποτέλεσμα την αργή μετάβαση του συστήματος εντός κι εκτός της περιοχής των ταλαντώσεων. Όσο το σύστημα βρίσκεται εντός της περιοχής αυτής, ταλαντώνεται και δημιουργείται ένας θύσανος. Αντίθετα, όταν το σύστημα βρίσκεται εκτός της περιοχής των ταλαντώσεων, αυτό παραμένει σε ηρεμία.



Σχήμα 3. Παραδείγματα θυσανοειδών ταλαντώσεων σε νευρωνικά κύτταρα



Σχήμα 4. (α) Συγχρονισμός ταλαντώσεων ελλειπτικού τύπου εκτός φάσης και (β) συγχρονισμός θυσάνων εντός φάσης για $d = 8$ mm, $l = 1$ mm και $V = 280$ mV

Η επίδραση των χλωριόντων στη διάβρωση και παθητικοποίηση του σιδήρου είναι γνωστή, αλλά δεν υπάρχει ένα κοινά αποδεκτό ηλεκτροχημικό σενάριο που να ερμηνεύει ή να προβλέπει την επίδραση τους στην ταλαντούμενη απόκριση. Είναι πιθανό τα χλωριόντα να συμμετέχουν ηλεκτροχημικά στην αντίδραση της ηλεκτροδιάλυσης του σιδήρου και κατ' αυτόν τον τρόπο να επηρεάζουν άμεσα το φαρανταϊκό ρεύμα που ρέει στο ηλεκτροχημικό κελί [6]. Η επίδραση αυτή μπορεί να μεταβάλλει την τιμή του δυναμικού στη διεπιφάνεια και ως εκ τούτου να διαμορφώνει τη δυναμική απόκριση, δεδομένου ότι το δυναμικό αποτελεί την παράμετρο του συστήματος που καθορίζει κατά πόσο η ηλεκτροχημική διεπιφάνεια είναι ταλαντούμενη ή σε ηρεμία.

Όταν η απόσταση d μεταξύ δύο ηλεκτροδίων Fe είναι μικρή και το δυναμικό V έχει χαμηλή ανοδική τιμή, τότε το σύστημα μπορεί να θεωρηθεί ως ένα δίκτυο δύο θυσανοειδών ταλαντωτών ελλειπτικού τύπου. Δεδομένου ότι η επιφάνεια των ηλεκτροδίων είναι ίδια και η τιμή του V κοινή, το δίκτυο αποτελείται από δύο σχεδόν όμοιους ταλαντωτές που είναι συζευγμένοι μέσω του ηλεκτρολυτικού διαλύματος. Το είδος της σύζευξης μεταξύ των δύο ηλεκτροδίων εξαρτάται από την απόσταση l μεταξύ των ηλεκτροδίων εργασίας και του ηλεκτροδίου αναφοράς ενώ η ένταση της σύζευξης από την απόσταση d . Για μικρές τιμές του l η σύζευξη είναι παρεμποδιστική και οι ταλαντώσεις των δύο ηλεκτροδίων συγχρονίζονται εκτός φάσης. Ένα τυπικό παράδειγμα συγχρονισμού των ταλαντώσεων εκτός φάσης παρουσιάζεται στο Σχήμα 4α για $d = 8$ mm, $l = 1$ mm και $V = 280$ mV. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι αν και η σύζευξη είναι παρεμποδιστική οι θύσανοι είναι συγχρονισμένοι εντός φάσης, δηλαδή λαμβάνουν χώρα ταυτόχρονα. Ο εντός φάσης συγχρονισμός των θυσάνων φαίνεται και το Σχήμα 4β όπου η φάση των θυσάνων κάθε ταλαντωτή καθώς και η διαφορά φάσης τους έχει υπολογιστεί μέσω μετασχηματισμού Hilbert.

Αρχικά θεωρείται ότι η χρονική εξέλιξη του ηλεκτρικού ρεύματος μπορεί να παρασταθεί ως μία σειρά συναρτήσεων δ ,

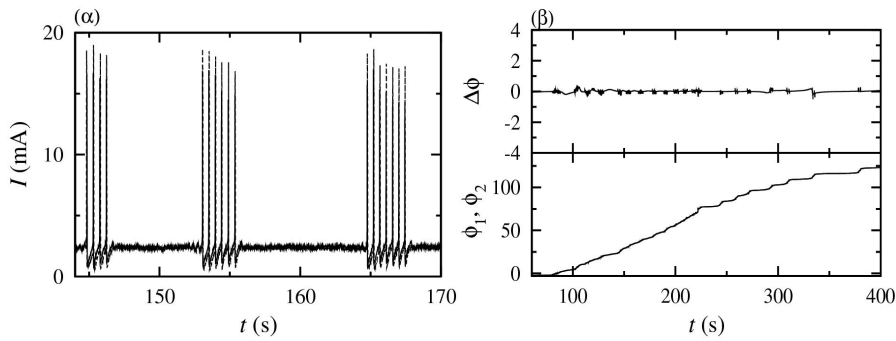
$$I(t) = \sum_{i=1}^n \delta(t - t_i) \quad (1)$$

όπου t_i είναι η χρονική στιγμή που λαμβάνει χώρα μία ταλάντωση και n ο συνολικός αριθμός των ταλαντώσεων. Η μεταβολή της ταλαντούμενης απόκρισης στο χρόνο υπολογίζεται από το ρυθμό ταλάντωσης $r(t)$,

$$r(t) = \sum_{i=1}^n w(t - t_i) \quad (2)$$

όπου $w(t)$ μία συνάρτηση «παραθύρου» της μορφής Gauss. Η φάση ϕ_i των θυσάνων μπορεί να υπολογιστεί από τον ρυθμό ταλάντωσης $r(t)$, κατασκευάζοντας το αναλυτικό σήμα,

$$\zeta(t) = r(t) + j\tilde{r}(t) = R_i(t)e^{j\phi(t)} \quad (3)$$



Σχήμα 5. (α) Συγχρονισμός ταλαντώσεων ελλειπτικού τύπου εντός φάσης και (β) συγχρονισμός θυσάνων εντός φάσης για $d = 5 \text{ mm}$, $l = 3 \text{ mm}$ και $V = 275 \text{ mV}$.

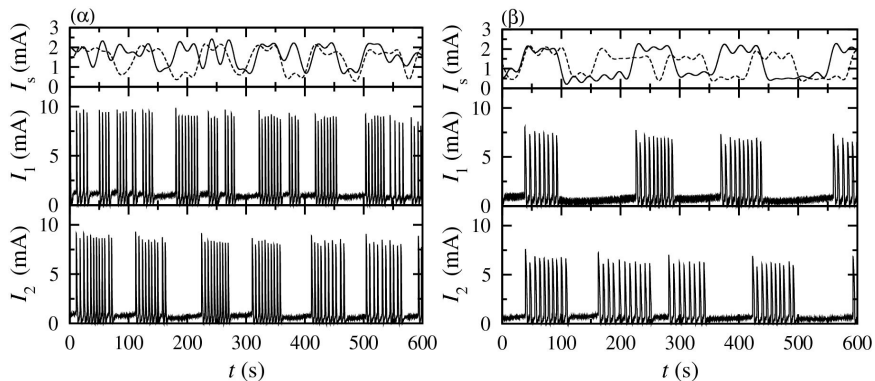
όπου $\tilde{r}(t)$ ο μετασχηματισμός Hilbert του ρυθμού ταλάντωσης,

$$\tilde{r}(t) = \frac{1}{\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{r(\tau)}{t - \tau} d\tau \quad (4)$$

Για σχετικά μεγάλες τιμές του l η σύζευξη μεταξύ των ηλεκτροδίων είναι διεγερτική. Στη περίπτωση αυτή οι ταλαντώσεις των δύο ηλεκτροδίων συγχρονίζονται εντός φάσης, όπως παρουσιάζεται στο παράδειγμα του Σχήματος 5α για $d = 5 \text{ mm}$, $l = 3 \text{ mm}$ και $V = 275 \text{ mV}$. Επίσης, όταν η σύζευξη είναι διεγερτική τόσο οι ταλαντώσεις όσο και οι θύσανοι παραμένουν συγχρονισμένοι εντός φάσης, όπως φαίνεται από τη διαφορά φάσης των θυσάνων που παρουσιάζεται στο διάγραμμα του Σχήματος 5β.

Όταν η τιμή του εφαρμοζόμενου δυναμικού V είναι περισσότερο ανοδική, τότε το δίκτυο αποτελείται από δύο όμοιους θυσανοειδείς ταλαντωτές τύπου τετραγωνικού κύματος. Όπως και στη περίπτωση των ελλειπτικών ταλαντωτών, η ένταση της σύζευξης καθορίζεται από την απόσταση d μεταξύ των ηλεκτροδίων ενώ το είδος της σύζευξης από την απόσταση l μεταξύ του δικτύου και του ηλεκτροδίου αναφοράς.

Η συζευγμένη συμπεριφορά στη περίπτωση των ταλαντώσεων τετραγωνικού κύματος διαφέρει πολύ από αυτή των ελλειπτικών θυσανοειδών ταλαντωτών. Όπως φαίνεται στο Σχήμα 6α για $d = 3 \text{ mm}$, $l = 1 \text{ mm}$ και $V = 420 \text{ mV}$ (παρεμποδιστική σύζευξη) οι ταλαντώσεις δεν συγχρονίζονται αν και η ένταση της σύζευξης είναι μεγάλη. Προκειμένου να διαπιστωθεί κατά πόσο οι θύσανοι συγχρονίζονται, έγινε επεξεργασία με την εφαρμογή φίλτρου χαμηλής διέλευσης μετά την οποία είναι προφανές ότι ούτε οι θύσανοι συγχρονίζονται δεδομένου ότι οι αργές μεταβλητές I_s που αντιστοιχούν στους θυσάνους δεν παρουσιάζουν καμία ένδειξη συγχρονισμού.



Σχήμα 6. Σύζευξη θυσανοειδών ταλαντωτών τετραγωνικού κύματος (α) παρεμποδιστική σύζευξη για $d = 3 \text{ mm}$, $l = 1 \text{ mm}$ και $V = 420 \text{ mV}$, (β) διεγερτική σύζευξη για $d = 3 \text{ mm}$, $l = 7 \text{ mm}$ και $V = 430 \text{ mV}$.

Αδυναμία συγχρονισμού παρατηρείται επίσης και στην περίπτωση διεγερτικής σύζευξης μεταξύ δύο ταλαντωτών τύπου τετραγωνικού κύματος. Ένα ενδεικτικό παράδειγμα για $d = 3$ mm, $l = 7$ mm και $V = 430$ mV παρουσιάζεται στο Σχήμα 6β. Παρατηρώντας το σχήμα αυτό διαπιστώνεται ότι τόσο οι ταλαντώσεις όσο και οι θύσανοι δεν παρουσιάζουν κάποιο είδος συγχρονισμού.

ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Ο τύπος συγχρονισμού του συστήματος Fe/0.75 M H₂SO₄, 15mM NaCl καθορίζεται όχι μόνο από την ένταση ή το είδος της σύζευξης (διεγερτική ή παρεμποδιστική) αλλά και από το είδος των θυσανοειδών ταλαντώσεων. Όταν ο ταλαντωτής είναι ελλειπτικού τύπου παρατηρείται τόσο συγχρονισμός των ταλαντώσεων όσο και συγχρονισμός των θυσάνων. Αντίθετα, όταν οι ταλαντώσεις είναι τύπου τετραγωνικού κύματος είναι πολύ δύσκολο να παρατηρηθεί συγχρονισμός οποιουδήποτε τύπου. Αντίστοιχα αποτελέσματα έχουν παρατηρηθεί και κατά τη μελέτη νευροφυσιολογικών θυσανοειδών ταλαντώσεων, τόσο πειραματικά όσο και θεωρητικά [5,7,8]. Η ομοιότητα της μη-γραμμικής δυναμικής απόκρισης μεταξύ ηλεκτροχημικών και νευροφυσιολογικών συστημάτων οφείλεται αφενός στα κοινά φυσικοχημικά χαρακτηριστικά τους, αφετέρου στις κοινές μη-γραμμικές ιδιότητες τους. Ειδικότερα η μη-γραμμικές ιδιότητες των συστημάτων αυτών φαίνεται να καθορίζουν όχι μόνο το είδος των θυσανοειδών ταλαντώσεων αλλά και την απόκριση δικτύων θυσανοειδών ταλαντωτών.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- [1]. Karantonis A., Shiomi Y. and Nakabayashi S., Int. J. Bifurc. Chaos **11**:1275 (2001)
- [2]. Koutsaftis D., Karantonis A., Pagitsas M. and Kouloumbi N., J. Phys. Chem C **111**:13579 (2007)
- [3]. Lesica N.A. and Stanley G.B., J. Neurosci. **24**:10731 (2004)
- [4]. Oswald A.M., Charcon M.J., Doiron B., Bastian J. and Maler L., J. Neurosci. **24**:4351 (2004)
- [5]. Izhikevich E.M., SIAM Rev. **43**:315 (2001)
- [6]. Chin R.J. and Nobe K., J. Electrochem. Soc. **119**:1457 (1972)
- [7]. deVries G., Sherman A. and Zhu H.R., Bull. Math. Biol. **60**:1167 (1998)
- [8]. Belykh I., Lange E. and Hasler M. Phys. Rev.Lett. **94**:188101 (2005)